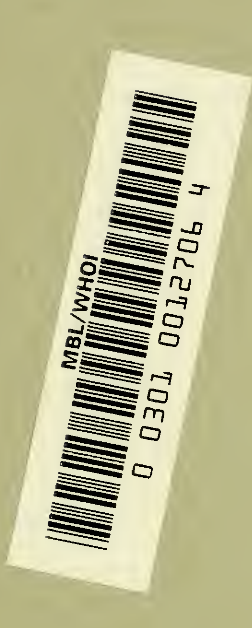



MBL/WHOI
0 0301 0012706 4



Zellen-Studien

von

Dr. Theodor Boveri,
Privatdozent an der Universität München.

Heft 2.

Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala.

Mit 5 lithographischen Tafeln.

(Aus dem zoologischen Institut zu München).

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1888.

Inhaltsübersicht.

Bei der Aufmerksamkeit, welche das Ei von Ascaris megalocephala als ein zur Erforschung der Befruchtungs- und Teilungsvorgänge vorzüglich geeignetes Objekt in beständig wachsendem Maße auf sich zieht, darf wohl die Geschichte des im Folgenden behandelten Gegenstandes im großen und ganzen als bekannt vorausgesetzt werden; die einzelnen seit SCHNEIDER's Untersuchungen veröffentlichten Schriften sind am Ende dieses Heftes in chronologischer Reihenfolge zusammengestellt. Hier möchte ich nur ein paar Worte über jenes Werk sagen, das wohl die ganze folgende Litteratur über das Ascaridenei hervorgerufen hat und durch dessen Lektüre auch ich auf dieses Objekt geführt worden bin, — die große Monographie E. VAN BENEDEN's.

Obgleich bereits ein Meister wie FLEMMING [1]) diesem Werke nachgerühmt hat, daß dasselbe in der Geschichte cellularer Forschung einen der ersten Plätze einzunehmen bestimmt sei, halte ich es nicht für unbescheiden, wenn ich als einer, der den Gegenstand in gleichem Umfang wie VAN BENEDEN studiert und, wie ich glaube behaupten zu dürfen, gründlich studiert hat, das Urteil FLEMMING's in vollstem Maße bestätige. Da im Laufe der Darstellung einer Untersuchung naturgemäß am meisten die Differenzpunkte zwischen den eigenen Resultaten und denen der Vorgänger ans Licht treten, so mögen die hervorragenden Verdienste, die sich VAN BENEDEN um die Erforschung des Ascarideneies im Speziellen, wie damit zugleich um die Förderung cellularer Probleme überhaupt erworben hat, hier an bevorzugter Stelle und im Zusammenhang kurz gewürdigt werden.

Neben einer äußerst sorgfältigen Analyse der Struktur des Protoplasmas und wichtigen Aufschlüssen über den Bau, nament-

1) Biologisches Centralblatt, Band V, 1885/86, p. 166.

lich aber über die Entstehung des ruhenden Kerns, ist es vor allem die Lehre von der Kernteilung, welche durch das Werk VAN BENEDEN's in der bedeutendsten Weise gefördert worden ist. Indem der belgische Forscher zum ersten Mal für tierische Zellen und unabhängig von der kurz vorher erschienenen, pflanzliche Zellen behandelnden Arbeit HEUSER's [1]) auf das überzeugendste den Nachweis führte, daß von den beiden Tochterelementen, welche aus der von FLEMMING entdeckten Längsspaltung der Chromatinschleifen hervorgehen, jedes einer anderen der beiden Tochterzellen zu teil wird, war nach einer Richtung hin gewissermaßen der Schlußstein in das Gebäude unserer Erkenntnis des karyokinetischen Prozesses eingefügt; die Schicksale der chromatischen Substanz von der Vorbereitung eines Kerns zur Teilung bis zur Rekonstruktion der beiden Tochterkerne waren klar gestellt, und damit war nicht nur der Zweck der komplizierten Form- und Lageveränderungen der chromatischen Elemente bis zu einem gewissen Grade dem Verständnis erschlossen, sondern überdies eine sichere Grundlage für das Vererbungsproblem geschaffen, auf der in rascher Folge wesentlich übereinstimmende Theorien von verschiedener Seite aufgebaut werden konnten.

Aber noch in einer zweiten Richtung verdankt die Lehre von der karyokinetischen Teilung dem Buche VAN BENEDEN's eine sehr wichtige Bereicherung. Dadurch, daß VAN BENEDEN zu dem Resultat gelangte, die Spindelfasern seien nicht kontinuierlich von einem Pol zum andern ausgespannt, sondern beständen aus zwei Hälften, die sich jederseits an die zur Äquatorialplatte vereinigten chromatischen Elemente festheften, und indem er weiterhin die Bewegung der Tochterelemente auf eine Kontraktion dieser Fädchen zurückführte, hat er meines Erachtens den ersten richtigen Schritt zur Erklärung der Teilungsmechanik gethan, was um so mehr zu bewundern ist, als seine Präparate, nach den Zeichnungen (Pl. XIX.) zu urteilen, von den achromatischen Strukturen nur sehr wenig, jedenfalls viel weniger als manche schon früher veröffentlichte Abbildungen erkennen lassen, und somit die Vorstellungen, zu denen VAN BENEDEN gelangt ist, nur durch scharfsinnige Kombinationen erschlossen sein können. In diesem Mangel eines direkten Beweises für seine Angaben scheint mir der Grund zu liegen, warum dieselben von allen Autoren, welche nach ihm

---

1) E. HEUSER, Über Zellkernteilung. Botanisches Centralblatt 1884, No. 1—5.

an der Erforschung der Teilungsmechanik gearbeitet haben, vollständig ignoriert werden konnten.

Bekannt sind die Ergebnisse, zu denen VAN BENEDEN durch das Studium des Ascarideneies in betreff der Eireifung und Befruchtung geführt worden ist. Wenn auch, wie ich im ersten Heft dieser Studien nachgewiesen zu haben glaube, seine Lehre von der Richtungskörperbildung samt ihren Konsequenzen als verfehlt zu bezeichnen ist, kann auf der anderen Seite gegen die in seinem Werke niedergelegten Angaben über die Befruchtungsvorgänge ein begründeter Zweifel nicht erhoben werden, vielmehr sind dieselben als dauernde Errungenschaften von hervorragendem Wert dem sicheren Schatz der Thatsachen einzureihen.

Neben den wertvollen Aufschlüssen, welche wir VAN BENEDEN über die Schicksale der einzelnen Bestandteile des Samenkörpers im Ei verdanken, ist es vor allem die Entdeckung, daß Ei- und Spermakern nicht als sog. ruhende Kerne miteinander verschmelzen, sondern daß erst in der Spindel die aus einem jeden hervorgehenden zwei Chromatinschleifen mit denen des anderen Kerns zusammenkommen, wodurch ein höchst bedeutsamer Fortschritt gegenüber den bis dahin ermittelten Thatsachen erreicht ward.

Muß es schon nach der Reihe von Bildern, die VAN BENEDEN in seinem Buche zur Illustration dieses Verhaltens gegeben hat, als in hohem Grade unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß diese Bilder in einer von VAN BENEDEN's Darstellung abweichenden Weise erklärt werden könnten, so darf wohl nach den seither von CARNOY (6), von mir (10, 16) und KULTSCHITZKY (22) gelieferten Bestätigungen und nach den Ausführungen, die sowohl von mir (16) als auch von VAN BENEDEN und NEYT (14) gegen die Angriffe von ZACHARIAS (9) geltend gemacht worden sind, die Frage als dahin erledigt betrachtet werden, daß VAN BENEDEN von Anfang an vollkommen im Rechte war. Überdies werde ich demnächst zeigen, daß nicht nur bei Ascaris megalocephala und, wie CARNOY (6) nachgewiesen hat, bei einigen andern Nematoden von den chromatischen Elementen der ersten Furchungsspindel die eine Hälfte rein männlich, die andere rein weiblich ist, sondern daß dieser Satz auch für andere Würmer (Sagitta), sowie für Vertreter der Cölenteraten (Tiara), Echinodermen (Echinus), Mollusken (Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë) und Tunicaten (Cionia) Geltung hat und damit wohl den Wert eines allgemeinen Gesetzes beanspruchen darf.

Die Wichtigkeit dieses von van Beneden zuerst erkannten Verhaltens ist so vielfach erörtert worden, daß ich hier darüber hinweggehen kann und nur die eine, durch die Publikationen von O. Zacharias veranlaßte Bemerkung anfügen möchte, daß O. Hertwig, als er seine Befruchtungs- und Vererbungstheorie näher ausführte [1]), die Resultate van Beneden's nicht nur kannte, sondern auch anerkannte und sogar zur Begründung seiner theoretischen Betrachtungen verwertete.

Hat van Beneden sonach durch seine Untersuchungen unsere Einsicht in das Leben der Zelle um eine Reihe fundamentaler neuer Thatsachen bereichert, so sehe ich einen kaum geringeren Wert seines Werkes in der erstaunlichen geistigen Durchdringung des Stoffes, in der Art und Weise, wie van Beneden jedes scheinbar unbedeutende Detail beachtet, eines mit dem anderen kombiniert, wie er jede Beobachtung von allen Seiten beleuchtet und nach allen Richtungen verfolgt und wie er so einer jeden Erscheinung einen neuen Gedanken abzugewinnen weiß. Wie vieles hiervon auch durch spätere Untersuchungen anders gestaltet werden mag, das Buch enthält eine Fülle von neuen Fragen und Ideen, und ich gestehe gern, wie viel Anregung und Belehrung ich gerade aus diesen Eigenschaften desselben geschöpft habe.

Daß auch nach der so äußerst sorgfältigen Durchforschung, welche van Beneden dem Ei des Pferdespulwurms hat angedeihen lassen, weiteren Untersuchungen noch ein fruchtbares Feld offen steht, das hat uns der belgische Forscher neuerdings selbst bewiesen, indem er, gemeinsam mit A. Neyt (11, 14), sowohl über die Genese der achromatischen Teilungsfigur, als auch über die Konstitution der Blastomerenkerne die Ergebnisse seiner ersten Abhandlung sehr wesentlich erweiterte.

In der gleichen Richtung hatte gleichzeitig ich selbst (10, 15) die in dem großen Werke van Beneden's niedergelegten Resultate ergänzen können, und die in den beiden angeführten Mitteilungen kurz beschriebenen Befunde sollen nun im Folgenden ihre ausführ-

1) O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.

liche Darstellung finden. Von den Hauptzielen, die ich dabei im Auge habe und zu deren Erreichung ich beitragen möchte, ist das eine die Erforschung der Konstitution des Kerns, die Geschichte der chromatischen Elemente.

Bekanntlich hat Rabl[1]) durch seine mit bewunderungswürdiger Ausdauer und Beobachtungskraft angestellten Untersuchungen die Aufmerksamkeit auf die merkwürdige Thatsache gerichtet, daß bei der Vorbereitung gewisser Kerne zur Teilung nicht nur die gleiche Zahl von Kernelementen auftritt, die in das Gerüst eingegangen war, sondern daß diese neuen Mutterschleifen überdies annähernd in der gleichen charakteristischen Gruppierung hervortreten, in welcher die Tochterelemente vor der Kernrekonstruktion zu einander gestellt waren.

Während nun Rabl diese Entdeckung in der Weise verwertet, daß er jedem Kern einen auf die erkannte Anordnung gegründeten einachsigen Bau mit differenten Polen vindiziert, von dem aus er dann die Erscheinungen der Teilung als den denkbar einfachsten Modus erklärt, um die gleiche Konstitution auf die beiden Tochterkerne zu übertragen, halte ich, nach meinen Erfahrungen an anderen Kernen, das Fortbestehen einer bestimmten Fadengruppierung im ruhenden Kern an sich für etwas vollkommen Bedeutungsloses; ich betrachte dasselbe nicht als den Zweck, sondern nur als gleichgültige Folge der durch die Teilungsmechanik bedingten Anordnung der Tochterelemente und sehe die Bedeutung des Rabl'schen Fundes vielmehr in der durch denselben, meines Erachtens, eröffneten Wahrscheinlichkeit, daß die chromatischen Elemente selbständige Individuen sind, die diese Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren.

Diese Anschauung suche ich an dieser Stelle auf zweierlei Wegen zu erweisen: einmal in der von Rabl vorgezeichneten Richtung durch die Vergleichung des entstehenden mit dem zur Teilung sich anschickenden Kern, zweitens durch die Verfolgung des Schicksals von chromatischen Elementen, welche infolge von Verschleppung oder sonst wie als überzählige einem Kern zu teil geworden sind.

Die Bedeutung, welche ein solcher Nachweis individualisierter Kernelemente haben müßte, scheint mir eine doppelte zu sein. Einerseits würde sich daraus eine gewisse Aussicht auf die Kon-

---

1) Rabl, Über Zellteilung. Morpholog. Jahrbuch, Band X, 1885.

stitution der Zelle überhaupt ergeben, die Idee, daß die Zelle selbst wiederum aus noch elementareren Organismen zusammengesetzt sein könne, die sich zu ihr verhalten, wie sie selbst zum Metazoënleib; auf der anderen Seite wäre mit jenem Nachweis ein Postulat unserer Vorstellungen über die Vererbung erfüllt und dadurch der Vererbungstheorie eine neue Stütze eingefügt. Wenn nämlich die chromatische Kernsubstanz der Vererbungsträger ist und demgemäß die Ähnlichkeit eines Kindes mit seinen beiden Eltern auf der Zusammenführung väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz im Ei beruht, so muß die Thatsache, daß die auf solche Weise hergestellte Qualitätenkombination in allen Organen des Kindes zur Geltung kommt, besonders aber der Umstand, daß diese Kombination in den symmetrischen Teilen der beiden Körperhälften in ganz identischer Weise sich ausprägt, die Annahme fordern, daß in allen Zellen des Körpers das gleiche Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz besteht, das im Ei bestanden hat. Und diese Forderung, die man sich allerdings in verschiedener Weise erfüllt denken könnte, wäre sofort zur Thatsache erhoben, wenn es sich herausstellte, daß das Gerüst eines jeden Kerns aus einer bestimmten Zahl selbständiger Elemente zusammengesetzt ist, von denen die eine Hälfte Nachkommen der väterlichen, die andere Hälfte Abkömmlinge der mütterlichen Kernelemente des befruchteten Eies sind.

Endlich aber würde der Nachweis der Individualität der Kernelemente auch eine neue Forderung in sich schließen. Denn die Thatsache, daß die beiden im Befruchtungsakt sich vereinigenden Geschlechtszellen halb so viel chromatische Segmente enthalten als das befruchtete Ei, aus dem sie sich ableiten, würde verlangen, daß in irgend einer Keimzellengeneration eine Reduktion der Zahl der Kernelemente auf die Hälfte zustandekomme.

Bekanntlich ist Weismann[1]) auf ganz anderer Grundlage zu einem ähnlichen Schluß geführt worden, und wenn ich mich auch seinen Anschauungen über den Zeitpunkt und die Art der Reduktion nicht anschließen kann, so gelange ich doch auch von meinem Standpunkte aus zu der von dem hochverdienten Forscher gezogenen bedeutsamen Konsequenz, daß durch die postulierte Reduktion bei einem und demselben Individuum eine (mit der Zahl der Kernelemente wachsende) Verschiedenheit der Geschlechts-

1) Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

zellen „in bezug auf die in ihnen enthaltenen Vererbungstendenzen" hervorgebracht werden muß, eine Verschiedenheit, durch welche die bisher ganz rätselhafte Erscheinung, dass die Kinder gleicher Eltern einander niemals vollkommen ähnlich sind, in einfachster Weise einer Erklärung zugänglich würde.

Der zweite Punkt, den ich einer Klärung näher bringen möchte, ist die Mechanik der Kernteilung. Das Zusammentreffen einer Reihe der günstigsten Umstände im Ascaridenei: Kleinheit des Zellkörpers, Größe und geringe Zahl der chromatischen Elemente, die Sonderung dieser Körper in zwei oft weit von einanderentfernte Gruppen, die völlige Auflösung der Kernvakuole vor Ausbildung der karyokinetischen Figur, endlich die Möglichkeit, die Polkörperchen der Spindel schon lange vor der Teilung nachzuweisen und dieselben von einer Zellengeneration auf die nächste zu verfolgen — alle diese Umstände machen das Ei von Ascaris megalocephala zu einem Untersuchungsobjekt, dem sich bis jetzt kein zweites an die Seite stellen kann, und rechtfertigen wohl den Versuch, den hier mit einer nirgends sonst erreichten Genauigkeit verfolgbaren Teilungsvorgang in seine einzelnen Faktoren zu zerlegen, aktive und passive Bewegung voneinander zu scheiden, die einzelnen Erscheinungen in die Beziehung von Ursache und Wirkung zu einander zu bringen und der Natur der thätigen Kräfte nachzuspüren.

Die Lösung dieser Aufgabe ist schon von verschiedenen Seiten in Angriff genommen worden. Abgesehen von allgemeinen Vorstellungen über die Kräfte, welche bei der Karyokinese wirksam sein könnten, und neben Versuchen, einzelne Phänomene des Prozesses zu erklären, besitzen wir bereits mehrere den ganzen Verlauf in seinen Einzelheiten umfassende Hypothesen, so von Carnoy[1]), Platner[2]) und Berthold[3]). Auf diese untereinander sehr verschiedenen Versuche einzugehen, verschiebe ich auf eine

1) Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule, tom. I, f. 2, 1885.

2) G. Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Hist., Bd. III, Heft 10, 1886.

3) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

andere Gelegenheit. Nur ein Grundunterschied zwischen den Anschauungen der genannten Forscher und denen, die ich mir gebildet habe, mag hier schon hervorgehoben werden. Jene Autoren sind der Meinung, die Erscheinungen der Karyokinese direkt auf das Ineinandergreifen chemischer und physikalischer Kräfte zurückführen zu können, und, wo sie es nicht können, da spricht sich wenigstens die Überzeugung aus, daß es sich doch nur um vielleicht sehr verwickelte chemische und physikalische Vorgänge handle.

Meiner Überzeugung nach ist die Zelle nicht jenes einfache Kompositum aus chemischen Körpern, das sie sein müßte, wenn eine solche, am schärfsten bei Berthold durchgeführte Erklärungsweise Berechtigung und Aussicht auf Erfolg haben sollte; vielmehr sind noch die letzten Bestandteile der Zelle, die wir als bestimmte Formelemente nachweisen können, abermals organisierte Gebilde, die als Ganzes in ihren Lebensäußerungen jeder Erklärung durch chemisch-physikalische Kräfte spotten. Wenn wir also auch bis zu einem gewissen Grad in die Mechanik der Teilungsphänomene eindringen können, ähnlich etwa, wie wir an einem vielzelligen Tier die Mechanik des Schwimmens oder Fliegens, oder der Atmung und des Blutkreislaufs zu ermitteln vermögen, so bleiben doch in der Zelle ebenso, wie in dem Zellenstaat gerade die wichtigsten Phänomene unserer Einsicht verschlossen. Um nur die einfachsten Erscheinungen namhaft zu machen, so ist die Teilung der chromatischen Kernelemente, sowie die Teilung der Spindelpolkörperchen einer direkten chemischen oder physikalischen Erklärung ebenso unzugänglich, wie die Teilung der Zelle selbst, und wenn es richtig ist, daß — wie ich zu zeigen suche — die Chromatinsegmente während der Teilung durch den Zug der sich an dieselben festheftenden, nach Art von Muskelfibrillen wirksamen Spindelfasern bewegt werden, so haben wir schon darin eine Thätigkeit vor uns, die diese bewegenden Zellorgane über die Natur chemischer Körper weit erhebt.

Ganz abgesehen von diesen Schranken, die nur durch bedeutend leistungsfähigere optische Hilfsmittel zwar wohl nicht beseitigt, aber vielleicht weiter zurückverlegt werden könnten, verkenne ich nicht, wie mangelhaft der von mir im folgenden unternommene Erklärungsversuch noch ist und wie sehr derselbe — selbst die Richtigkeit der ganzen Beweisführung vorausgesetzt — einer Verbesserung fähig sein wird. Noch weniger aber beanspruche ich, eine auch für alle anderen Zellen gültige Erklärung

gegeben zu haben. Zwar glaube ich, daß bei jeder Karyokinese die Verteilung der Hälften eines jeden Kernelements auf die beiden Tochterzellen als der Zweck, die ganze achromatische Figur aber als das Mittel, als der mechanische Apparat zu betrachten ist, um diesen Zweck zu erreichen; allein im Einzelnen dürften die die Kernteilung vermittelnden Einrichtungen doch verschiedener sein, als es die Übereinstimmung gewisser Bilder, so besonders die überall ziemlich gleichartige, charakteristische Figur der fertigen „Kernspindel" vermuten ließe. Wenn ich z. B. meine Erfahrungen an Ascaris megalocephala mit den Resultaten vergleiche, zu denen Flemming [1]) beim Studium der Spermatocyten von Salamandra gelangt ist: wenn wir in diesen Zellen die achromatische Spindel als einen von Anfang an einheitlichen, von den chromatischen Elementen unabhängigen Körper auftreten sehen, während dieselbe dort aus zwei völlig getrennten Organen sich aufbaut, die nur durch die Vermittelung der chromatischen Elemente zu einer Spindelfigur zusammentreten, und wenn wir weiterhin in jenem Fall die chromatischen Elemente nur an der Oberfläche des Spindelkörpers angeordnet finden, während sie bei Ascaris meg. zu einer die Spindel durchsetzenden Platte zusammengelagert sind, so müssen diese Unterschiede, neben denen sich noch manche andere anführen ließen, eine unmittelbare, auf alle Einzelheiten sich erstreckende Vergleichbarkeit beider Fälle ausschließen.

Ist es richtig, daß die ganze achromatische Figur nur als Mittel zur richtigen Verteilung der chromatischen Elemente von Bedeutung ist, dann haben diese Variationen, meines Erachtens, nichts Auffallendes. Denn es scheint mir wohl annehmbar zu sein, daß, wie bei verschiedenen Typen der vielzelligen Tiere, so auch bei verschiedenen Zellenarten der gleiche Zweck hier auf diese, dort auf eine andere Weise erreicht werden könne.

Was endlich die Befruchtungserscheinungen betrifft, so beschränke ich mich in dieser Arbeit darauf, einfach die Veränderungen, die die einzelnen Bestandteile des Samenkörpers von dessen Eindringen ins Ei an erleiden, und die Beziehungen, in welche sie zu den verschiedenen Organen des Eies treten, zu schildern, ohne den üblichen Versuch zu machen, den Vollzug der Befruchtung an einen bestimmten Moment zu fixieren.

---

1) Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Band XXIX.

Es hat sich mir im Laufe meiner Beschäftigung mit diesem Gegenstand die Überzeugung ergeben, daß, wenn wir in der Ergründung des Befruchtungsproblems weiterkommen wollen, vor allem aufs schärfste unterschieden werden muß zwischen Befruchtung und Vererbung, d. h. zwischen der Frage, wie sich Ei und Spermatozoon zu einer teilungsfähigen Zelle ergänzen, und jener, wie diese Zellen und ihre Nachkommen die Qualitäten beider Eltern zu reproduzieren imstande sind. Mögen auch, wie man angenommen hat, beide Erscheinungen an den gleichen Bestandteil der Zelle geknüpft sein, so erfordern doch die beiden Probleme eine ganz verschiedene Behandlung.

Die Vererbungsfrage scheint mir in ihrer gegenwärtigen Gestalt einer befriedigenden Lösung schon viel näher zu stehen als die der Befruchtung. Denn wenn auch die Art, wie die Struktur eines gewissen Organs des Zellkörpers der Zelle einen ganz bestimmten Charakter zu geben vermag, ein volles Rätsel ist, so findet doch unter der Annahme, daß das Chromatin der Vererbungsträger sei, nicht nur die Forderung gleicher Mengen von Vererbungssubstanz in den kopulierenden Geschlechtszellen durch die bisher ermittelten Thatsachen ihre Erfüllung, sondern es wird überdies durch die Erscheinungen der Karyokinese verständlich gemacht, wie die im befruchteten Ei hergestellte Kombination väterlicher und mütterlicher Qualitäten auf alle Zellen des neuen Organismus übertragen werden kann; ja man kann sagen, daß die karyokinetische Teilung überhaupt nur unter dieser Voraussetzung einen Sinn bekommt. Damit werden wir uns einstweilen begnügen müssen, bis es vielleicht gelingt, auf experimentellem Wege auch dieser Frage eine festere Grundlage zu geben.

Anders verhält es sich mit dem Befruchtungsproblem. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir über die jetzt geltenden morphologischen Definitionen hinaus zu einer tieferen Einsicht gelangen können. Wenn wir den Begriff der Befruchtung in dem oben bezeichneten strengen Sinn nehmen, so läßt sich das Befruchtungsproblem in folgende Fassung bringen: Welches sind die Bedingungen der Kern- und Zellteilung; was fehlt hiervon dem Ei, was fehlt den Spermatozoon; wie ergänzen sich beide zu einer mit allen zur Teilung nötigen Organen und Qualitäten ausgerüsteten Zelle? In dieser einfachen Umschreibung scheint mir genau der Weg vorgezeichnet zu sein, auf welchem die Lösung der Befruchtungsfrage angestrebt werden muß, und daraus ergiebt sich

als erste und unerläßliche Aufgabe die sorgfältigste Analyse der Kern- und Zellteilung.

Zur Erreichung dieses Zieles wird vor allem das Experiment in Betracht kommen, d. h. das Studium der Teilung an Zellen, in denen entweder durch mechanische Entfernung einzelner Organe oder durch Lähmung gewisser Bestandteile infolge chemischer oder thermischer Beeinflussung die normalen Verhältnisse gestört sind. Die außerordentliche Bedeutung dieser Art der Forschung ist uns ja bereits aufs eindringlichste zur Anschauung gebracht worden in den Experimentaluntersuchungen der Brüder HERTWIG [1]), durch welche nicht nur die Methode einer derartigen Behandlungsweise festgestellt, sondern überdies eine Reihe der merkwürdigsten und folgenschwersten neuen Thatsachen ans Licht gebracht worden ist. Ich benütze diese Gelegenheit, um nicht nur Herrn Professor RICHARD HERTWIG für die aus persönlichem Verkehr geflossene vielfache Anregung zu danken, sondern auch den großen Einfluß hervorzuheben, den das angeführte Werk der genannten Forscher auf meine ganze Betrachtungsweise cellularer Probleme ausgeübt hat.

Selbstverständlich bleibt auch neben den Erfolgen der experimentellen Methode dem Studium des normalen Befruchtungs- und Teilungsvorgangs an möglichst günstigen Objekten seine Bedeutung gewahrt. Indem auf solchem Wege durch die gleichzeitigen Untersuchungen von mir und VAN BENEDEN und NEYT unsere Einsicht in den Aufbau der karyokinetischen Figur wesentlich vertieft worden ist, konnte ich auf dieser Grundlage bereits den Versuch machen (25), die Teilungsfähigkeit des befruchteten Eies auf die Vereinigung bestimmter Organe von Ei- und Samenzelle zurückzuführen, und damit eine physiologische Erklärung der Befruchtung geben, deren Berechtigung mir durch die Erfahrungen, die ich seitdem gemacht habe, noch sicherer geworden ist. Aber auch hier wird man die Möglichkeit nicht außer Acht lassen dürfen, daß die Qualitäten, welche in ihrer Vereinigung die Teilungsfähigkeit ausmachen, sowohl in den Zellen verschiedener Organismen verschiedene sein, als auch in verschiedener Weise auf Ei- und Samenzelle verteilt sein könnten, daß

1) O. u. R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

also der überall gleiche, als „Befruchtung“ bezeichnete Effekt in variabler Weise erreicht werden könnte.

Da ich die einzelnen im vorstehenden angedeuteten Probleme an anderer Stelle auf breiterer Grundlage zu behandeln gedenke, sehe ich in der vorliegenden Arbeit von Betrachtungen allgemeiner Natur ab und berücksichtige auch die Litteratur im ganzen nur insoweit, als sie das gleiche Objekt zum Gegenstand hat.

I. Methode der Untersuchung.

Es ist bekanntlich die Regel, daß die Eier, welche man bei Ascaris megalocephala in der Vagina findet, nicht weiter entwickelt sind als bis zu jenem Stadium, wo Ei- und Spermakern als kugelige Bläschen bald dicht nebeneinander, bald weiter voneinander entfernt im Protoplasma liegen; van Beneden konnte seine Präparate späterer Stadien (pag. 282) nur durch Benutzung des Umstandes erhalten, daß die Eier sich in verdünntem Alkohol noch längere Zeit fortentwickeln.

So allgemein man nun aber auch die Entwickelung der noch im mütterlichen Körper befindlichen Eier nicht weiter als bis zu dem genannten Zustand vorgeschritten findet, so giebt es doch auch Ausnahmen von dieser Regel. Ich habe, allerdings nur ein einziges Mal, in einigen sehr großen Würmern, die ich selbst dem Darm des vor meinen Augen geschlachteten Pferdes entnahm, Eier in verschiedenen Stadien der Furchung angetroffen. Die Tiere waren noch vollkommen lebendig und konnten durch Erwärmung zu den lebhaftesten Bewegungen veranlaßt werden. Indem ich nun solche Eier in der Weise, die ich im ersten Teil dieser Studien beschrieben habe, durch Hitze abtötete, war die größtmögliche Sicherheit geboten, daß die Präparate, wenigstens in ihrer gröberen Anordnung, vollkommen dem lebenden Zustand entsprachen.

Auf diese Weise erhielt ich genau die Bilder, welche van Beneden beschrieben hat, womit denn ein vielleicht noch möglicher Zweifel an der Zuverlässigkeit seiner Präparate ausgeschlossen und überhaupt bewiesen war, daß die Behandlung der Eier mit kalten Reagentien, selbst wenn diese erst nach längerer Einwirkung die Schale zu durchdringen vermögen, normale Bilder liefern kann. Ja es scheint mir, daß eine pathologische Weiterentwickelung in Eiern, welche das Stadium der bläschenförmigen Vorkerne überschritten haben, bei keiner Konservierungsweise vorkommt. Denn ich mochte diese Eier behandeln, wie ich wollte, ich habe überhaupt nur eine außerordentlich geringe Zahl abnormer Bilder erhalten, und diese sind alle von einer Art, daß sie wohl auf Ur-

sachen, die im Ei selbst liegen, zurückgeführt werden müssen. Dadurch wird aber eine besonders von mir früher ausgesprochene Vermutung, wonach die vielfachen pathologischen Figuren, die man in Präparaten von reifenden Eiern so häufig antrifft, als Folge einer zunächst nicht tötlichen Reagenswirkung zu erklären seien, im höchsten Grade unwahrscheinlich gemacht. Denn es wäre doch sonderbar, wenn eine solche Einwirkung das Ei nur bis zu einem bestimmten Entwickelungszustand, und zwar sehr häufig, und von da an überhaupt nicht mehr treffen sollte. Viel natürlicher scheint mir jetzt eine andere Erklärung zu sein, auf die Carnoy[1]) hingewiesen hat und die auch ich bereits im ersten Heft dieser Studien (pag. 20) herangezogen habe, die nämlich, daß auf die reifenden, bei der Körpertemperatur des Wirtes sich entwickelnden Eier die Abkühlung, der dieselben vor der Fixierung oft lange Zeit hindurch ausgesetzt sind, pathologisch verändernd einwirkt, während für die sich furchenden Eier, die zu dieser Zeit den Körper des Wirtes in der Regel schon verlassen haben, niedere Temperatur keine Schädlichkeit ist.

Für das genauere Studium der Befruchtungs- und Teilungserscheinungen habe ich nun die Eier nach zwei verschiedenen Methoden fixiert: entweder ich brachte die Eiröhren in Alkohol von verschiedener Konzentration, dem 1 % Essigsäure zugesetzt war, oder in Pikrin-Essigsäure genau in der gleichen Weise und mit der gleichen Weiterbehandlung, die ich im ersten Heft (pag. 11) ausführlich beschrieben habe.

Beide Methoden haben ihre Vorzüge und ergänzen sich gegenseitig. Die mit Alkohol-Essigsäure behandelten Eier zeigen eine sehr gute Konservierung ihrer chromatischen Substanz, die in Boraxkarmin eine ganz vorzüglich distinkte Färbung annimmt; dagegen ist von den achromatischen Zellstrukturen nur sehr wenig zu erkennen. In dieser Hinsicht leistete mir umgekehrt die Konservierung in Pikrinessigsäure die besten Dienste, während sie die Kernstruktur, besonders im Zustand des Gerüstes, weniger gut erhält. Auf die großen Verschiedenheiten der Bilder, die sich bei dieser Fixierungsweise ergeben, werde ich im IV. Abschnitt zu sprechen kommen.

---

1) Carnoy, I. Conférence, II. Appendice. La Cellule, tom. III, fasc. 2.

Seitdem ich das letzte Mal einen lebenden Pferde-Spulwurm in der Hand gehabt habe, sind von verschiedenen Seiten (11, 19, 23) neue Konservierungsmethoden für die Eier dieser Tiere angegeben worden, unter denen besonders die Behandlung mit Eisessig oder Alkohol und Eisessig zu gleichen Teilen eine große Rolle spielt. Leider konnte ich mir wegen Mangels an Material ein auf eigene Erfahrung gegründetes Urteil über den Wert dieser Methoden nicht bilden. Daß sie mehr leisten sollten als diejenigen, welche ich benutzt habe, muß ich nach den Ergebnissen, welche mit denselben erreicht worden sind, bezweifeln.

II. Das Spermatozoon von seinem Eindringen ins Ei bis zur Ausstofsung des zweiten Richtungskörpers.

Die Kopulation der Geschlechtszellen, sowie die weiteren Schicksale des Spermatozoons im Ei hat van Beneden (3) mit solcher Ausführlichkeit behandelt, daß ich mich auf wenige, teils ergänzende, teils berichtigende Bemerkungen beschränken kann. van Beneden hat mit einer Fülle von Detail am Ei von Ascaris megalocephala eine spezifische Empfängnisstelle, eine Micropyle, beschrieben, dadurch bedingt, daß die Eimembran an dem einen Ende der Eiachse in einem gewissen, wahrscheinlich zirkulären Bereich unterbrochen ist, so daß das Protoplasma an dieser Stelle als „bouchon d'imprégnation“ nackt hervortritt; nur hier soll das Spermatozoon ins Ei eindringen können.

Von allen Beobachtern, die vor oder gleichzeitig mit van Beneden die Befruchtung der Ascariden-Eier studiert haben, hat keiner von einer solchen beschränkten Imprägnationsstelle etwas wahrgenommen, mit Ausnahme von Meissner, der eine Micropyle bei allen Nematodeneiern gesehen haben will. Allein seine Angaben sind mit Recht in Zweifel gezogen worden, und van Beneden selbst kommt mit allen übrigen Autoren, die dieser Frage näher getreten sind, zu dem Schluß: die Micropyle Meissner's existiert nicht (pag. 153).

Ob nun der von ihm selbst beschriebenen eine größere Realität zukommt, erscheint mir zum mindesten sehr zweifelhaft. Ich habe mich, so wenig wie Zacharias (9), von dem Vorhandensein einer solchen spezifischen Empfängnisstelle am Ascaridenei überzeugen können und schließe mich, was diese Verhältnisse betrifft,

den Auseinandersetzungen des genannten Forschers vollkommen an. Ich habe kopulationsreife Eier von tadelloser Konservierung durch Verschiebung des durch ein starkes Haar gestützten Deckglases nach allen Richtungen gedreht und wohl von allen Seiten betrachtet, trotzdem aber nicht die geringste Spur einer polaren Differenzierung, wie van Beneden eine solche auf Tafel X zeichnet, auffinden können. Ein einziges Mal sah ich an einem Ei von mäßig gutem Erhaltungszustand eine Anordnung, die man vielleicht als „bouchon d'imprégnation“ hätte bezeichnen können, wenn nicht das Spermatozoon im Begriff gewesen wäre, an einer davon weit entfernten Stelle einzudringen.

Freilich ist die Versicherung, ein von anderer Seite beschriebenes Verhalten nicht auffinden zu können, jenen positiven Angaben gegenüber von sehr geringem Wert, solange es nicht möglich ist, Thatsachen vorzulegen, die mit jenen Befunden oder wenigstens mit der Deutung, die dieselben erfahren haben, unvereinbar sind.

Solche Thatsachen aber lassen sich hier beibringen, sie bieten sich in jenen allerdings äußerst seltenen Fällen dar, wo mehrere Spermatozoën zur Kopulation mit einem Ei gelangen. Unter der Unzahl von Eiern, die mir bei meinen Untersuchungen zu Gesicht gekommen sind, habe ich nur zwei mit mehr als einem Spermatozoon gefunden, und zwar enthielten beide Eier deren zwei. In dem einen derselben war das Keimbläschen im Begriff, sich zur ersten Richtungsspindel umzubilden, die beiden Spermatozoën lagen noch ziemlich nahe an der Oberfläche und waren um etwa 90° voneinander entfernt. An dem andern Ei waren die beiden Samenkörper erst im Eindringen begriffen, sie ragten mit ihrem hinteren Abschnitt aus dem kugeligen Eikörper hervor und zwar an zwei einander nahezu entgegengesetzten Punkten der Oberfläche. van Beneden giebt an (p. 145), daß in jenen Fällen, wo zwei Spermatozoën im Ei angetroffen werden, dieselben einander dicht angeschmiegt seien, was für die Ansicht spräche, daß sie gleichzeitig am bouchon d'imprégnation eingedrungen seien. In der That ist wohl anzunehmen, daß in den von ihm beobachteten Fällen beide Spermatozoën an der nämlichen Stelle aufgenommen worden sind. Allein eine solche Annahme ist schon für das erste der von mir beobachteten Eier sehr unwahrscheinlich, für das zweite aber völlig ausgeschlossen. Dieser letztere Befund stellt es außer Zweifel, daß das Spermatozoon an verschiedener und somit wohl an jeder beliebigen Stelle seinen Weg in den Dotter finden kann.

Angesichts dieser teils negativen, teils positiven Ergebnisse halte ich mich für berechtigt, die Micropyle van Beneden's für eine Struktur des Eies zu erklären, die mit der Kopulation der Geschlechtszellen gar nichts zu thun hat, wenn sie nicht überhaupt als ein, sei es durch mangelhafte Konservierung, sei es durch Quetschung veranlaßtes Kunstprodukt anzusprechen ist.

Damit aber muß zugleich die Erklärung aufgegeben werden, die nach der Anschauung van Beneden's für den normalen Kopulationsvorgang, nämlich das Eindringen eines einzigen Spermatozoons, sich aufstellen ließ. Seine Vorstellungen über die Einrichtungen, welche die monosperme Befruchtung garantieren, sind ungefähr die folgenden: Ei und Spermatozoon sind in einem gewissen Bereich, jenes am bouchon d'imprégnation, dieses im ganzen Umfang des sog. Kopfabschnittes hüllenlos, im übrigen Teil von einer Membran bekleidet. Bei der Kopulation legen sich die membranlosen Stellen der beiden Zellen aneinander; ist der Kopfabschnitt bis zu einer gewissen Tiefe eingedrungen, so kommt der freie Rand der Eihaut mit dem freien Rand der Membran des Samenkörpers in Berührung, und beide Membranen verschmelzen nun zu einer einzigen, der „membrane ovospermatique" (p. 164). Das Ei ist also nur an beschränkter Stelle für die Spermatozoën zugänglich, aber auch hier nur für ein einziges. Denn das erste, welches diesen Weg findet, verschließt ihn zugleich für alle übrigen.

Für das Spermatozoon kann ich allerdings die Angabe van Beneden's, daß die Oberfläche desselben, entsprechend den beiden scharf unterschiedenen Abschnitten, dem Kopf- und Schwanzteil, in verschiedener Weise differenziert sei, bestätigen, wenn ich auch das Vorhandensein einer isolierbaren Membran an dem kegelförmigen Schwanzabschnitt nicht habe feststellen können.

Allein diese Eigentümlichkeit des Samenkörpers kann als Mittel zur Erreichung der monospermen Befruchtung nur unter der Voraussetzung gelten, daß auch am Ei eine entsprechende Differenzierung besteht; sie wird in dieser Hinsicht völlig gleichgültig, sobald es feststeht, daß die Kopulation nicht an eine beschränkte Stelle der Eioberfläche gebunden ist.

Wir müssen, wie ich glaube, für die Ascarideneier gerade so wie für viele andere Eier zu der Annahme greifen, daß das Ei infolge der Kopulation mit dem ersten Spermatozoon eine eigentümliche Veränderung erleidet, die sich fast momentan über die ganze Oberfläche verbreitet und alle übrigen Spermatozoën am

Eindringen hindert. Nur wenn das Ei krank oder durch äußere Einwirkungen vorübergehend in seinen Lebensfunktionen gestört ist, verliert es diese Fähigkeit: es tritt Polyspermie ein. Solche Eier mit 6, 8 und 10 Spermatozoën in den verschiedensten Stadien des Eindringens hat ZACHARIAS (9) beobachtet; er bemerkt (p. 143), daß dieselben im Gerüstwerk ihrer Zellsubstanz, in der Struktur der Dotterhaut und in der Anordnung der Chromatinstäbchen der ersten Richtungsfigur Störungen erkennen lassen. „Es sind also jedenfalls kranke oder abortive Eier gewesen."

Fraglich dagegen dürfte es sein, ob man auch die von mir beobachteten Eier, welche zwei Spermatozoën enthalten, einfach mit der Bezeichnung „pathologisch" abthun darf. Sichtbare Kennzeichen einer krankhaften Beschaffenheit irgend welcher Bestandteile der Kern- oder Zellsubstanz sind an diesen Eiern durchaus nicht nachzuweisen. Auch ist das eine, welches noch keine merkbare Verdickung der Dotterhaut zeigt, rings von einer großen Anzahl von Spermatozoën bedeckt, von denen doch wohl eines oder das andere hätte zur Kopulation gelangen müssen, wenn dies nicht durch einen Widerstand des Eies verhindert worden wäre. Ich glaube demnach, wir müssen uns für diese Fälle nach einer anderen Erklärung umsehen, und bei einem solchen Versuch werden wir durch ein Verhalten, welches besonders an dem einen der beiden Eier sehr deutlich ausgeprägt ist, sogleich in eine bestimmte Richtung gedrängt. Ich habe oben berichtet, daß an dem einen dieser Eier die beiden Spermatozoën bereits völlig ins Innere eingedrungen sind; sie liegen jedoch der Oberfläche noch ziemlich nahe und sind b e i d e u n g e f ä h r g l e i c h w e i t von derselben entfernt. An dem anderen Ei, aus dessen Oberfläche die beiden Samenkörper mit ihrem Schwanzabschnitte noch hervorragen, während nur der Kopfteil eingedrungen ist, tritt diese zeitliche Übereinstimmung in den Beziehungen derselben zum Ei noch viel deutlicher hervor. Sie legt gewiß den Schluß sehr nahe, daß in diesen Fällen die beiden Spermatozoën auch gleichzeitig zur Kopulation, d. h. in jene intime Beziehung zum Ei gelangt sind, welche sich an den Samenkörpern der Ascariden so charakteristisch durch die Fähigkeit, Farbstoffe festzuhalten, äußert, eine Eigentümlichkeit, welche bereits hervortritt, wenn das begünstigte Spermatozoon noch nicht den geringsten Schritt ins Innere gemacht hat.

Nimmt man mit ZACHARIAS (9) an, daß das Spermatozoon die schon vor der Besamung vorhandene Membran des Eies in beschränktem Bereich auflösen müsse, um eindringen zu können, so

könnte man sich das Eindringen von 2 Spermatozoën dadurch bedingt denken, daß dieselben mit dieser Vorarbeit genau zur gleichen Zeit fertig werden, so daß jene abweisende Kraft, welche das Ei im Moment der Verbindung mit dem männlichen Element erwirbt, — mag sie nun bestehen, worin sie will — in diesem Fall das Eindringen von zwei Samenkörpern nicht mehr verhindern kann. Da ein solcher Fall von völliger Gleichzeitigkeit sehr selten vorkommen wird, so wäre damit das normale Verhalten, das Eindringen eines einzigen Spermatozoons, zur Genüge erklärt.

Wie ein Ei, das mehr als ein Spermatozoon aufgenommen hat, sich weiterhin verhält, — ob beide Spermakerne sich mit dem Eikern verbinden und wie in diesem Falle die Furchung verläuft, oder ob nur der eine sich mit dem Eikern vereinigt, und welche Schicksale nun der andere erfährt, ob er sich selbständig weiterentwickelt oder ob er zu Grunde geht — für diese interessanten Fragen kann ich bis jetzt leider keine Beobachtungen anführen.

Während das Keimbläschen, welches im nicht kopulierten Ei eine annähernd zentrale Lage einnimmt, nach der Besamung unter allmählicher Umbildung zur ersten Richtungsspindel an die Oberfläche emporsteigt, dringt das Spermatozoon immer tiefer ins Innere vor, bis es nun seinerseits den Mittelpunkt des Eies erreicht hat, wo es bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers verweilt. Die Veränderungen, die es während dieser Periode in seiner Form und Protoplasmastruktur erleidet, hat van Beneden so vorzüglich beschrieben, daß ich seiner Schilderung nichts hinzuzufügen wüßte. Auch bin ich, gleich ihm, zu der Überzeugung gelangt, daß diese Umbildungen im Sinne einer langsamen Entartung und Auflösung aufzufassen sind. Dagegen kann ich seinen Anschauungen über das Verhalten des Spermakerns während der Richtungskörperbildung nicht zustimmen. van Beneden betont an verschiedenen Stellen seines Werkes, daß der Kern des Spermatozoons in dieser Zeit kaum irgend welche Veränderungen erleide (p. 245), daß er zur Zeit der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers die nämlichen Charaktere aufweise wie in den nicht kopulierten Spermatozoën, und daß die Mannigfaltigkeit, die man in seinem Aussehen beobachten könne, die Grenze der Variationen, welche freie Spermatozoën darböten, nicht überschreite (p. 274). Gegen diese Behauptungen sprechen nicht allein die Angaben aller übrigen Autoren (Nussbaum, Carnoy, Zacharias), sondern auch

die Beschreibung van Beneden's selbst steht damit in Widerspruch. Der Kern des Spermatozoons, wie dieses in das Ei eindringt, ist eine homogene, stark lichtbrechende, intensiv färbbare Kugel; auf die Variationen in der Größe derselben und einige andere Abweichungen werde ich unten zu sprechen kommen. Je länger das Spermatozoon im Ei gelegen hat, je weiter also die Reifung vorgeschritten ist, um so mehr entfernt sich der Kern in Größe, Form und Struktur von diesem Zustand. Die Modifikationen, die er erleidet, sind von zweierlei Art. Erstens finden wir die ursprünglich wenigstens scheinbar einheitliche Chromatinmasse häufig in zwei gleiche Portionen zerfallen, die bald dicht aneinander liegen, bald durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum voneinander entfernt sind, und zweitens erfährt jedes dieser Teilstücke unter allmählicher Größenzunahme und mannigfachem Wechsel der Form eine beträchtliche Veränderung seiner Struktur derart, daß die Vergrößerung offenbar auf dem Aufquellen einer achromatischen Grundlage besteht, in welcher nun das vorher konzentrierte Chromatin sich ausbreitet, wobei entweder das ganze Körperchen gleichmäßig an der Fähigkeit, Farbstoffe festzuhalten, verliert, oder in einer wenig chromatischen Grundsubstanz größere und kleinere stark färbbare Körner sichtbar werden. Diese beiden Momente müssen scharf auseinandergehalten werden. Je nachdem das eine oder das andere sich früher und stärker ausprägt, und je nach der Lagerung des Eies zum Auge des Beobachters, zeigt der Spermakern ein wechselndes Aussehen. Nicht selten findet man in Eiern, die in der Bildung des ersten Richtungskörpers begriffen sind, den Kern des Spermatozoons einfach in zwei Halbkugeln zerfallen, die meist mit ihren Grundflächen einander fast bis zur Berührung genähert sind und noch ebenso homogen erscheinen, wie vorher der einheitliche Kern (Fig. 3, Taf. I). In anderen Eiern ist die Zweiteilung auf diesem Stadium noch gar nicht zu erkennen; dagegen kann schon jene Differenzierung in achromatische Grundsubstanz und chromatische Körner sehr deutlich ausgeprägt sein (Fig. 5). Man könnte leicht zu der Annahme verleitet werden, die homogene Kugel sei, wie dort in zwei, so hier in eine größere Zahl isolierter Stücke zerfallen. Allein viele andere Fälle, besonders aus weiter entwickelten Eiern, belehren uns ganz klar (Fig. 6), daß diese zahlreichen Kügelchen nur Unterabteilungen jener zwei primären Portionen sind, die wir, wie sich später zeigen wird, als chromatische Elemente in jenem beschränkten Sinn, den ich im vorigen Heft definiert habe, bezeichnen müssen.

Es ist kein Zweifel, daß auch van Beneden solche oder ähnliche Bilder vor sich gehabt hat. Auf S. 246 heißt es: „. . d'autres fois le noyau paraît bosselé à sa surface, ou bien encore il ressemble à une petite rosace; souvent l'on voit de sa surface partir des filaments d'épaisseur variable, dont la direction est d'ordinaire radiaire. J'ai trouvé des noyaux fragmentés. Dans un noyau exceptionellement volumineux j'ai observé des granules plus vivement colorés, reliés entre eux par une substance plus claire . ."

Allein diese Veränderungen betrachtet van Beneden als ganz unwesentliche; „sie stehen", wie er auf Seite 273 hervorhebt, „in keiner Beziehung zu dem Grad der Reife des Eies." Nun ist es allerdings richtig, daß Eier, welche in der Bildung der Richtungskörper auf dem gleichen Stadium stehen, sehr wechselnde Bilder des Spermakerns darbieten. Einerseits ist diese Variabilität dadurch bedingt, daß die Umbildungen des Kerns in der That nicht genau Schritt halten mit den Reifevorgängen des Eies, andererseits und zwar in höherem Grade jedoch durch den Wechsel in der Form der beiden aus der homogenen Kugel hervorgegangenen Teilstücke und die verschiedene Lagerung derselben sowohl zu einander als auch gegen den Beobachter. Im allgemeinen läßt sich mit voller Sicherheit parallel mit dem Ablauf der Reifung des Eies, also im (direkten) Verhältnis zur Zeit, die seit dem Eindringen des Spermatozoons verflossen ist, ein kontinuierliches Fortschreiten in der Umwandlung des Spermakerns konstatieren. In Eiern, welche im Begriffe stehen, den zweiten Richtungskörper zu bilden, zeigt er sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle als aus zwei mehr oder weniger distinkten Portionen bestehend, die in ihrer Größe und der Reaktion gegen Farbstoffe mit den zwei weiblichen Elementen, welche den Eikern bilden sollen, übereinstimmen, in ihrer Form aber mannigfach wechseln. Bald erscheinen sie als lange dünne Stäbchen, gestreckt oder gekrümmt, glattrandig oder aus abwechselnd dickeren und dünneren Abschnitten zusammengesetzt (Fig. 6, 7, 8), bald besitzen sie die Form von höckerigen Klümpchen ohne jede Regelmäßigkeit. Diese Mannigfaltigkeit, vereint mit einer verschiedenen Gestalt der beiden zusammengehörigen Elemente und einer bedeutenden Variabilität der gegenseitigen Lagerung, verursacht die sehr wechselnden Bilder, welche der Spermakern gewährt und die bei oberflächlicher Betrachtung jeder Gesetzmäßigkeit zu entbehren scheinen. Hierin mag zum Teil der Grund liegen, daß van Beneden die Ver-

änderungen des Spermakerns während der Eireifung als fast verschwindend und ganz unwesentlich bezeichnen konnte; mehr jedoch scheint zu dieser Anschauung seine Meinung beigetragen zu haben, daß der Spermakern erst aktiv werden könne, nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt ist, indem er ja in der That meistens, mit dem Eikern genau Schritt haltend, in den Zustand des Bläschens mit chromatischem Gerüst übergeht. Allein wie wäre dieser Parallelismus in der Ausbildung der Geschlechtskerne möglich, wenn zur Zeit, wo aus den beiden dem Ei verbleibenden Tochterstäbchen der zweiten Richtungsspindel der Eikern hervorgeht, die Elemente des Spermatozoons nicht auf den gleichen Zustand gebracht wären, den die weiblichen Elemente in diesem Moment besitzen? In einem solchen Sinne müssen, wie ich glaube, die Umwandlungen des Spermakerns während der Eireifung beurteilt werden; sie sind nicht gleichgültig, wie VAN BENEDEN meint, sondern sie stellen die ersten Schritte dar zur Bildung eines typischen bläschenförmigen Kerns, indem sie die im Spermatozoon gewissermaßen kondensierten chromatischen Elemente in jenen gewöhnlichen Zustand überführen, den wir in den Mitosen beobachten und der hier direkt zur Bildung des chromatischen Gerüstes führt. In der That finden sich ja nicht selten nahezu reife Eier, in denen der Spermakern aus zwei Stäbchen besteht, die in Größe, Form und Färbbarkeit mit jenen, welche den Eikern zu liefern bestimmt sind, völlig übereinstimmen (Fig. 9 und 10).

Ich halte es übrigens, wenn auch für wahrscheinlich, so doch durchaus nicht für erwiesen, daß im Ascariden-Ei die Ausbildung des bläschenförmigen Spermakerns an die Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers geknüpft ist, wie VAN BENEDEN dies annimmt. Es wäre ebenso gut denkbar, daß die Erreichung dieses Zustandes einfach von der Zeit abhängt, während welcher das Spermatozoon im Eiprotoplasma verweilt. Wir sehen den Kern von seinem Eintritt in das Ei kontinuierlich sich verändern, und die Veränderungen nach erreichter Reife vollziehen sich in derselben Richtung, wie die Umwandlungen bis zu diesem Punkt. Daß nach der Ablösung des zweiten Richtungskörpers die Umbildung ein rascheres Tempo anzunehmen scheint und mehr in die Augen fällt als vorher, das könnte ebensowohl in den inneren Entwicklungsverhältnissen des Spermakerns selbst, in der Zeit, die er für die einzelnen Phasen seiner Ausbildung nötig hat, begründet sein, als darin, daß mit dem zweiten Richtungskörper ein Hindernis weggeräumt wird, welches seiner völligen Entwicklung im Wege steht. Für

eine solche Ansicht, welche nur die Zeit des Aufenthalts im Ei ohne Rücksicht auf dessen Veränderungen als Entwicklungsbedingung betrachtet, läßt sich der Umstand geltend machen, daß der Spermakern in seiner Umbildung nicht immer genau mit dem Eikern Schritt hält, sondern diesem nicht unbeträchtlich voraus-eilen kann. Solche Fälle sind in verschiedenen Stadien in den Fig. 7, 8, 9, 10 und 11 wiedergegeben, auch die Carnoy'sche Fig. 87 (Taf. IV) läßt dieses Verhalten erkennen. Aus diesen Figuren erhellt, daß der Spermakern schon vor völliger Erreichung der Eireife in den bläschenförmigen Zustand übergehen kann, zugleich aber, daß es nicht ein ganz bestimmter Punkt ist, an welchem er in seiner Entwicklung Halt machen und die Entfernung des zweiten Richtungskörpers abwarten muß. Ob in einem Fall, in welchem die Eireifung aus irgend einem Grund eine längere Zeit als gewöhnlich in Anspruch nähme, der Spermakern sich noch weiter dem fertigen Zustand nähern könne, muß vorderhand unentschieden bleiben und wird sich an den Ascariden-Eiern überhaupt nicht feststellen lassen; diese Frage muß an Eiern untersucht wurden, welche einer experimentellen Behandlung zugänglich sind, ohne daß man jedoch von diesen ohne weiteres auf andere schließen dürfte. Nach den Resultaten, welche die Brüder Hertwig [1]) neuerdings an den Eiern von Strongylocentrotus lividus gewonnen haben (pag. 80), ist es für diese Eier allerdings sicher, daß zwischen dem Grad der Eireife und der Entwicklungsfähigkeit des Spermakerns eine Korrelation besteht. „In Eiern, welche das Keimbläschen noch besitzen, findet man die Köpfe der Spermatozoën noch nach Stunden unverändert vor, nicht einmal üben sie auf das umgebende Protoplasma einen eine Strahlung erregenden Reiz aus. In Eiern, welche im Begriff stehen, den ersten Richtungskörper zu bilden, sind die Köpfe nach langem Aufenthalt zwar selbst unverändert, haben aber doch Einfluß auf das Protoplasma schon gewonnen. Ein Stoffaustausch zwischen Eiprotoplasma und Spermakernen wird erst bemerkbar, wenn der erste Richtungskörper gebildet worden ist; die Spermakerne wandeln sich zu Bläschen mit farblosem Reticulum und wenigen chromatischen Körnchen um.“

---

1) O. u. R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

Geht aber aus diesen Befunden auch hervor, daß der Spermakern in seiner Thätigkeit von der Eireife abhängig ist, so scheint sich dieser hemmende Einfluß merkwürdigerweise doch nur bis zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers zu erstrecken, da die Spermakerne bei hinreichend langem Aufenthalt im Ei schon vor der Bildung des zweiten Richtungskörpers in ruhende Kerne übergehen, sich also weiter entwickeln können, als dies normalerweise im reifen Ei geschieht. Spräche demnach diese Thatsache, falls man von den Eiern des Strongylocentrotus liv. auf die der Ascariden einen Schluß ziehen dürfte, für die Annahme, daß hier die Umbildung des Spermakerns zu einem Bläschen mit chromatischem Gerüst nur zufällig mit der Entstehung des Eikerns zusammentreffe, so ist andererseits diese Koinzidenz doch auffallend genug, um es wahrscheinlicher zu machen, daß mit den sichtbaren Vorgängen der Eireifung innere Umwandlungen einhergehen, an welche der Spermakern in seiner Entwicklung gebunden ist, ohne daß jedoch diese Veränderungen des Eies, wie die geringen Variationen im Habitus des Spermakerns gleichalteriger Eier beweisen, mit voller Strenge an bestimmte, durch die Richtungsfiguren markierte Etappen geknüpft wären. Jedenfalls wäre es von großem Interesse, möglichst viele Eier verschiedener Tiere mit Rücksicht auf diese Frage zu untersuchen.

Während van Beneden es unentschieden läßt, ob die chromatische Substanz des Spermatozoons im Beginn der Umbildung zum bläschenförmigen Kern sich stets aus zwei Portionen zusammensetzt (pag. 306), scheint Zacharias (9) diese Eigentümlichkeit, auf der ja seine Lehre von der Doppelbefruchtung beruht, stets sicher konstatiert zu haben und zeichnet in vielen seiner Figuren zwei so deutlich isolierte Stäbchen oder Kugeln, wie ich sie selten gefunden habe. Auch in einzelnen Figuren Carnoy's (4), namentlich in Fig. 85 und 94 (Tafel IV) ist die Zusammensetzung des Spermakerns aus zwei isolierten Stäbchen aufs klarste zu erkennen. Ich muß gestehen, daß es mir an Eiern, die im Begriffe stehen, den zweiten Richtungskörper auszustoßen, häufig, gleich van Beneden, nicht möglich ist, zwei deutlich voneinander zu unterscheidende Chromatinelemente im Spermakern nachzuweisen. In manchen dieser Fälle gelingt der Nachweis durch Rotieren des Eies, in anderen läßt auch dieses Mittel im Stich. Nichtsdesto-

weniger bin ich der Überzeugung, daß stets zwei selbständige Elemente vorhanden sind, und daß nur die dichte Aneinanderlagerung und unregelmäßige Form derselben in gewissen Fällen ihre Erkennung unmöglich macht. In Eiern, die auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel stehen und in denen die Elemente des Spermakerns noch konzentrierter sind, erhält man nach meinen Erfahrungen meist viel klarere Bilder von dieser Zweiheit des Kerns als später (Fig. 3 und 4); ja selbst in einer großen Anzahl nicht kopulierter Spermatozoën (dieselben waren mit absolutem Alkohol, der 1 %, Eisessig enthielt, gehärtet und mit Boraxkarmin gefärbt) habe ich die Zusammensetzung der homogenen Chromatinkugel aus zwei Halbkugeln mit vollster Sicherheit feststellen können. Bei richtiger Lage sieht man den Kreis, als welchen sich der Kern im optischen Schnitt repräsentiert, in der Richtung eines Durchmessers, und zwar meistens desjenigen, der mit der Achse des Spermatozoons zusammenfällt, von einer ganz scharfen Linie durchzogen, und nicht selten entspricht dieser inneren Scheidewand an der Oberfläche der Kugel eine seichte zirkuläre Rinne, so daß der Kern einem Froschei mit der ersten Furche gleicht (Fig. 1). Ja, es kam mir sogar ein Spermatozoon zur Beobachtung, in welchem statt einer einzigen Kugel deren zwei etwa halb so große vorhanden waren, die sich an einer beschränkten Stelle berührten und hier etwas gegeneinander abgeplattet waren (Fig. 2).

Ist es demnach, wenn nicht sicher, so doch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß der Kern des Spermatozoons in allen Stadien seines Bestehens aus zwei chromatischen Elementen zusammengesetzt ist, so gilt dies doch nur für die Samenkörperchen jener Männchen, deren Weibchen Eier mit zwei chromatischen Elementen erzeugen, welche Eier ich im ersten Heft dieser Studien unter der Bezeichnung Typus Carnoy besprochen habe. Jenen Weibchen dagegen, deren Eier nur ein chromatisches Element besitzen (Typus van Beneden), entsprechen Männchen, bei denen auch das Spermatozoon nur ein einziges Element enthält. Diese letzteren Spermatozoën unterscheiden sich von jenen anderen durch ihre etwas geringere Größe, besonders aber durch das viel geringere Volumen ihres Kerns, der im Ei niemals in zwei Stücke zerfällt. Ich glaube, daß van Beneden, der ja allein von allen bisherigen Beobachtern beiderlei Eier vor sich gehabt hat, auch die zwei Arten von Spermatozoën gesehen hat, und daß hierauf seine An-

gaben über die beträchtliche Variabilität in der Größe der Kerne freier Spermatozoën wenigstens zum Teil zurückzuführen sind.

Die Eier des Typus Carnoy habe ich stets nur von Spermatozoën mit zwei Elementen befruchtet gefunden, desgleichen die des Typus van Beneden nur von solchen mit einem einzigen. Es scheint demnach, daß der Pferdespulwurm wirklich in zwei, wenn auch äußerlich nicht zu unterscheidenden, Varietäten vorkommt, die vorderhand sich nur dadurch charakterisieren lassen, daß die Geschlechtszellen (Eier und Spermatozoën) der einen zwei und ihre Embryonalzellen vier, die Geschlechtszellen der anderen nur ein einziges und ihre Furchungszellen zwei Elemente enthalten.

III. Ei- und Spermakern bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel.

Nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt worden ist, zeigen die im Ei vorhandenen männlichen und weiblichen Kernelemente eine solche Übereinstimmung in ihren weiteren Schicksalen, daß die Beschreibung des einen Kerns zugleich für den anderen Geltung beanspruchen darf. Nur in den ersten Stadien bestehen einige Differenzen, die nebst den Sonderbeziehungen, welche sowohl der Ei- als auch der Spermakern im Anfang zu bestimmten Bestandteilen des Eies aufweisen, eine getrennte Besprechung erfordern.

Der weibliche Vorkern entsteht in den Eiern des Typus Carnoy, welche der folgenden Darstellung zu Grunde gelegt sind, aus zwei chromatischen Elementen. Im ersten Heft dieser Studien habe ich gezeigt, daß schon das Keimbläschen dieser Eier zwei Elemente enthält, daß diese bei der Bildung des ersten Richtungskörpers sich halbieren und von jedem die eine Hälfte im Ei verbleibt, die andere dem ersten Richtungskörper zuteil wird, worauf von jedem Element des Eies abermals die Hälfte im zweiten Richtungskörper entfernt wird. So findet sich im reifen Ei von jedem Element des Keimbläschens nur noch der vierte Teil, der dort bereits als eine der vier Unterabteilungen des Stäbchens zu erkennen war.

Die beiden chromatischen Elemente des Eies, das seine Reifungsperiode eben beendet hat, sind einfache Stäbchen, von annähernd kreisrundem Querschnitt, deren Länge die Dicke um das Zwei- bis Dreifache übertrifft (Fig. 11 a, b). Sie erscheinen auch bei stärkster Vergrößerung vollkommen homogen und meist mit glatten scharfen Konturen. Betrachtet man sie an gut tingierten Präparaten nach Ausschaltung der Diaphragmen des Beleuchtungsapparates, so ist das Farbenbild, das sie liefern, wohl von gleicher Form, aber etwas kleiner als das gewöhnliche Bild und zeigt verschwommene Ränder. Es fogt daraus, daß jedes Element eine dünne Rindenschicht achromatischer Substanz besitzt, die ohne scharfe Grenze allmählich in das Chromatin übergeht. Am ehesten möchte ich diese Struktur der Differenzierung des Amöbenkörpers in Exo- und Endoplasma vergleichen, um so mehr als auch die Beteiligung der beiden Schichten an der Bewegung, die wir später an dem Element wahrnehmen, Analogien zu den Verhältnissen der Amöbe darbietet.

Wie ich die Elemente soeben geschildert habe, so finden wir sie vor der Ablösung des zweiten Richtungskörpers an dem inneren Pol der Spindel. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle liegen sie einander parallel und sind nur durch einen sehr geringen Zwischenraum voneinander getrennt (Fig. 11). Mit ihrer dem Eiinnern zugekehrten Oberfläche grenzen sie, wenn sie den Spindelpol vollkommen erreicht haben, direkt an das umgebende Protoplasma, an ihre äußere Fläche treten die achromatischen Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur heran. Irgend eine Differenzierung ihrer nächsten Umgebung, eine Vakuole oder nur ein lichterer Raum, ließ sich an meinen Präparaten um diese Zeit durchaus nicht erkennen. Ich betone dieses Verhalten besonders, weil van Beneden (3) die chromatischen Elemente des Eies auf allen Stadien ihrer Existenz von einem relativ beträchtlichen, nach außen meist scharf begrenzten Hof achromatischer Substanz umgeben sein läßt. Dieser homogene Körper, welcher schon im Keimbläschen um die chromatischen Elemente sich findet und hier „Prothyalosoma“ genannt wird, wird bei der Bildung des ersten Richtungskörpers halbiert; der Teil, welcher im Ei verbleibt, heißt von jetzt an „Deuthyalosoma“. Dieses teilt sich abermals in der zweiten Richtungsspindel; die eine Hälfte wird mit den chromatischen Elementen, die es einschließt, im zweiten Richtungskörper ausgestoßen, während die andere im Dotter zurückbleibt, um zum Eikern zu werden (pag. 292).

An meinen Präparaten der Richtungskörperbildung, die ohne Zweifel einen besseren Konservierungszustand aufweisen als diejenigen, nach denen van Beneden's Zeichnungen angefertigt sind, ist von diesem Verhalten nirgends die geringste Spur wahrzunehmen. Besonders in den Spindeln, deren Fasern ja direkt an die Stäbchen herantreten, kann eine solche Struktur nicht vorhanden sein. Auch haben weder Schneider und Nussbaum, noch Carnoy und Zacharias von dem „Hyalosoma" etwas wahrgenommen. Wahrscheinlich ist dasselbe ein durch Schrumpfung entstandenes Artefakt, wofür der Umstand spricht, daß van Beneden selbst es nicht immer nachweisen konnte.

Die frühesten Anfänge der Vakuole des Eikerns treten erst auf, nachdem die äußere Tochterplatte der karyokinetischen Figur im zweiten Richtungskörper abgetrennt worden ist. Man erkennt jetzt (Fig. 12), wie in einem zunächst äußerst geringen und allseitig gleichen Abstand von der Oberfläche der beiden Elemente rings um dieselben eine zarte Linie verläuft, der optische Schnitt der Kernmembran, welche das Protoplasma und die Enden der Verbindungsfasern von den Stäbchen zurückdrängt und in ihrem Innern, d. h. in dem schmalen Raum, der sie von den Elementen trennt, eine vollkommen homogene wasserklare Substanz (Kernsaft) enthält. Gleichzeitig mit dieser ersten Anlage der Kernvakuole verändert sich auch das Stäbchen selbst. Seine Oberfläche sieht rauh, wie gekörnelt aus, indem sie sich zu ganz kleinen, ungefähr halbkugeligen Höckern erhebt, die, in wechselnden Abständen voneinander, in den schmalen Raum der Vakuole vorspringen, wo sie zum Teil frei endigen, zum größeren Teil aber an die Kernmembran herantreten. Betrachtet man das Farbenbild, so macht sich die beschriebene Strukturveränderung fast gar nicht bemerkbar, ein Beweis, daß sie sich vorzugsweise auf die achromatische Rindenschicht der Elemente beschränkt.

Es ist beachtenswert, daß man zuweilen schon in der zweiten Richtungsspindel, also zu einer Zeit, wo von der Kernvakuole noch keine Andeutung vorhanden ist, die chromatischen Elemente, und zwar auch jene Hälften derselben, die später ausgestoßen werden, genau mit den beschriebenen körnigen Erhebungen antrifft (Fig. 10), die als die Anfänge zur Bildung des Kerngerüstes in der Regel erst nach der Entfernung des zweiten Richtungskörpers sich zeigen. In diesen Fällen kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Fortsätze aus der Substanz der Stäbchen selbst sich gebildet haben; hier können sie nicht etwa Differenzierungen einer Kernvakuole sein,

als welche van Beneden in seiner unten zu besprechenden Darstellung der Ausbildung des Eikerns sie anspricht.

Ob um jedes Element zunächst eine eigene abgeschlossene Vakuole entsteht, oder ob beide Stäbchen von Anfang an in einem einheitlichen Kernraum enthalten sind, vermag ich nicht anzugeben. Denn der schmale Zwischenraum zwischen denselben läßt sich schwer analysieren. Ist der Kern so orientiert (Fig. 12a), daß die beiden Elemente im Querschnitt erscheinen, so sieht man die Membran von beiden Seiten in den Raum zwischen den Stäbchen sich einsenken, so daß sie im optischen Schnitt einer 8 gleicht, die mit jeder ihrer Hälften ein Element umschließt. Ob aber diese beiden Kreise geschlossen sind und sich nur berühren, oder ob sie durch einen schmalen Spalt miteinander kommunizieren, ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Dagegen sind einerseits etwas spätere Stadien, andererseits gewisse Ausnahmsfälle in der Bildung des Eikerns imstande, über das prinzipiell Wichtige dieser Frage genügendes Licht zu verbreiten. Die auf das in Fig. 12 abgebildete Stadium folgenden Zustände des Eikerns lassen, wie die sich anschließenden Figuren lehren, mit vollster Klarheit einen einheitlichen, wenn auch zunächst stark eingeschnürten Kernraum konstatieren. Ebenso sicher ist es auf der anderen Seite, daß in jenen seltenen Fällen, wo die beiden inneren Stäbchen der zweiten Richtungsspindel weit voneinander entfernt sind (Fig. 45, Taf. III), um jedes eine eigene Kernvakuole sich ausbildet, so daß zwei „halbe“ Eikerne entstehen (Fig. 46, Taf. III), die, wenigstens hie und da, auch in der Folge nicht zur Verschmelzung (als ruhende Kerne) gelangen (Fig. 47, Taf. III), wovon unten noch die Rede sein wird. Es folgt aus diesen Thatsachen unmittelbar, daß jedes chromatische Element für sich allein imstande ist, eine Vakuole und damit einen ruhenden Kern zu erzeugen, und daß ein einziger Kern aus beiden Elementen dann sich bildet, wenn diese so dicht nebeneinander liegen, daß der Bereich, in welchem das eine Stäbchen das Protoplasma von sich zurückdrängt, mit der Wirkungssphäre des anderen teilweise zusammenfällt. Es wäre demnach möglich, daß auch bei der normalen Entfernung der beiden Elemente anfangs um jedes derselben ein eigener Hof von Kernsaft auftritt, und daß dieser erst bei weiterem Wachstum mit dem des anderen Stäbchens zusammenfließt.

Die nächsten Stadien (Fig. 13) zeigen das bisher Beschriebene größer und deutlicher. Die Kernvakuole ist gewachsen, wobei die Membran noch ringsum gleichen Abstand von der Oberfläche der

Stäbchen bewahrt. Der Kernraum wiederholt also die Form der Elemente und besitzt demnach annähernd die Gestalt zweier kurzer, an ihren Endflächen abgerundeter Cylinder, die der Länge nach miteinander verschmolzen sind. Die Kommunikation der beiden Kernhälften wird vermittelt durch einen engen Spalt, dessen Länge aus Fig. 13 b, dessen Breite aus a zu ersehen ist. Die beiden Stäbchen haben sich etwas voneinander entfernt, ihre Fortsätze sind der Vergrößerung des Kernbläschens proportional gewachsen. Sie besitzen jetzt im allgemeinen die Form feiner Stacheln, die mit breiter Basis aus dem Körper des Elements entspringen, mit ihrer Spitze zum größten Teil die Membran berühren. Fast stets streben sie nach dem ihrer Ursprungsstelle nächstgelegenen Punkt der Kernwandung, strahlen also radienartig von der Achse des Stäbchens aus und verleihen demselben im Querschnitt die Form eines Sterns. Diese Anordnung ist jedoch insofern unregelmäßig, als die Fortsätze in der Regel gruppenweise dicht zusammenstehen, während sie an anderen Stellen fast ganz fehlen; so sind besonders die gegeneinander gerichteten Flächen der beiden Elemente davon gänzlich frei, höchstens zu kleinen Höckerchen erhoben. Die Ausläufer sind von verschiedener Stärke; die dicksten bleiben auch im Farbenbild in ganzer Ausdehnung sichtbar, die schwächeren lassen wenigstens in ihrer Basis färbbare Substanz erkennen.

Auf diesem Stadium zeigen sich die ersten Spuren achromatischer Kernkörperchen als ganz kleine Körnchen, die in verschiedener Zahl und an verschiedenen Stellen auftreten können, stets aber in nächster Nachbarschaft der chromatischen Elemente sich finden, manchmal sogar in Buchten derselben eingelagert sind, so daß die Vermutung nahe gelegt wird, daß sie sich aus diesen absondern. Auch erkennt man jetzt sehr klar, daß durch die Bildung der Kernvakuole nicht allein das Protoplasma, sondern, wie ich oben schon hervorgehoben habe, auch die Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur von den Stäbchen zurückgedrängt werden. Diese Fädchen, welche nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers allmählich von der Peripherie nach der Achse zu aufgelöst werden, persistieren oft sehr lange. Wie sie früher an die Elemente selbst sich angesetzt haben, so treten sie jetzt an die äußere Fläche der Kernmembran heran, und zwar senken sie sich stets in die der Oberfläche des Eies zugekehrte Partie der Einschnürung zwischen den beiden Kernhälften ein (Fig. 13 bis 16).

Im Gegensatz zu diesem Befund, der an allen mir vorliegenden

Eiern dieser Entwicklungsstufe sich konstatieren läßt, giebt van Beneden (3) an (p. 294), daß um diese Zeit die Verbindungsfasern die Kernvakuole durchsetzen und bis an die Elemente selbst herantreten. Auch findet sich dieses Verhalten auf seiner Taf. XVIIIbis in Figur 5 und 6 dargestellt. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, daß van Beneden hier einer Täuschung unterlegen ist, die durch gewisse Bilder sehr leicht veranlaßt werden kann. Ich habe einen solchen Fall in Fig. 14 von drei verschiedenen Seiten abgebildet. Die Verbindungsfasern endigen wie immer an der Kernmembran in dem Winkel zwischen den beiden Hälften derselben (Fig. 14a). Nur treffen sie infolge einer starken Drehung des ganzen Kerns (Fig. 14b) nicht mehr senkrecht auf diese Stelle, sondern unter einem sehr spitzen Winkel, so daß sie auf eine beträchtliche Strecke der Länge nach in der Kernfurche verlaufen. Liegt der Kern so gegen den Beschauer, wie ihn die Fig. b u. c zeigen, so werden infolge der Kleinheit der Abstände bei einer Einstellung auf die chromatischen Stäbchen zugleich die Fasern sichtbar, und nun macht es den Eindruck, als verliefen dieselben zum Teil innerhalb des Kernraums. Daß es nicht so ist, davon kann man sich kaum auf andere Weise als dadurch überzeugen, daß man das Ei so lange dreht, bis man den Kern in der durch Fig. 14a dargestellten Ansicht vor sich hat. In dieser Weise müssen, wie ich glaube, auch die citierten Bilder van Beneden's erklärt werden.

Fig. 15 zeigt einen etwas weiter entwickelten Kern, der sich eng an die in Fig. 13 und 14 abgebildeten anschließt. Die Vakuole ist in allen Dimensionen gewachsen und besitzt noch annähernd die gleiche Form wie früher; nur ist die Einschnürung zwischen den beiden Kernhälften weniger tief, die Kommunikation infolgedessen auch relativ eine weitere. Die Verbindungsfasern, auf einen dünnen Strang reduziert, endigen an der Kernmembran. Die beiden chromatischen Elemente haben sich beträchtlich voneinander entfernt. Während sie bis jetzt von allen Punkten der Wandung ihrer Kernhälfte ungefähr gleichen Abstand innehielten, macht sich nun mehr und mehr eine exzentrische Lagerung derselben bemerkbar. Sie rücken gegen die laterale Wand ihrer Hälfte, oder richtiger gesagt, sie behalten ihren früheren Abstand von dieser Seite der Kernmembran bei, während diese in ihrem übrigen Bereich sich mehr und mehr von ihnen entfernt. Dieses Verhalten, welches später noch viel auffallender hervortritt, ist auch in Fig. 15a schon ganz deutlich zu erkennen. Das in a

links gelegene Element ist zugleich der dem Eiinnern zugekehrten Seite des Kerns genähert, eine Eigentümlichkeit, die sich sehr häufig an beiden Stäbchen beobachten läßt. Die Fortsätze der Elemente haben sich verlängert, verstärkt und vermehrt. Am wenigsten tritt dies an ihrer lateralen Fläche hervor, da ja deren Entfernung von der Membran kaum zugenommen hat. Dagegen läßt sich im übrigen Bereich ein gegen früher sehr kräftig entwickeltes Fadenwerk erkennen, wie dies besonders aus Fig. 15c hervorgeht, welche einen optischen Schnitt der einen Kernhälfte, von der lateralen Seite aus gesehen, darstellt. Besonders auffallend sind hier die vielfachen Anastomosen der einzelnen Fädchen miteinander, die früher gar nicht oder doch nur sehr spärlich zu konstatieren waren. Dadurch stehen die einzelnen Ausläufer auch ohne die Vermittlung ihres gemeinsamen Mutterkörpers in Verbindung und stellen bereits auf diesem Stadium ein wahres „Kerngerüst" dar. Die Bälkchen dieses Gerüstes habe ich an jenen Präparaten, welche mir den Eindruck der besten Konservierung machen, homogen und glattrandig gefunden; nur an den Knotenpunkten macht sich eine stärkere Anhäufung von Substanz bemerkbar. An anderen Präparaten sind die Fädchen körnig. Sehr häufig bemerkt man an ihren Enden, mit denen sie die Kernmembran berühren, eine nicht unbeträchtliche Anschwellung, und diese der Membran ansitzenden Endknoten scheinen gleichfalls miteinander in direkter Verbindung zu stehen, indem feinste Fädchen zwischen ihnen an der Kernwandung ausgespannt sind. Volle Sicherheit über diesen Punkt läßt sich jedoch auf dem vorliegenden Stadium nicht gewinnen, da bei einer Einstellung auf die Oberfläche des Kerns die feinen Bälkchen des Kerngerüsts von den an die Außenseite der Membran angrenzenden Strukturen der Zellsubstanz schwer zu unterscheiden sind.

Die mediane Seite der Elemente ist, wie bisher, von Fortsätzen frei. Nur in ganz wenigen Fällen sah ich von hier einen Faden entspringen, der zu dem andern Stäbchen hinüberzog. Abgesehen von einer solchen seltenen Verbindung, sind die beiden Elemente völlig voneinander getrennt, indem sich die Ausläufer eines jeden nur in der zugehörigen, durch die Einschnürung scharf abgegrenzten Hälfte der Vakuole ausbreiten.

Es läßt sich auf diesem Stadium schon erkennen, daß, wenn man die Fortsätze abrechnet, der noch solide Körper des chromatischen Elements an Volumen abgenommen hat, daß also die von ihm ausstrahlenden Fädchen auf seine Kosten wachsen. Diese

entziehen ihm, an Ausdehnung gewinnend, immer mehr Substanz, und zwar an verschiedenen Stellen in wechselnder Menge, so daß die Form der noch kompakten Masse eine sehr unregelmäßige wird. Stellt man um ein Geringes über den Körper des der Länge nach vorliegenden Elements ein (Fig. 15 d), so erzeugen die optischen Querschnitte der gegen das Auge aufsteigenden Fädchen das Bild dicht zusammengelagerter Körnchen, die durch den Glanz, den der darunter gelegene Körper im gleichen Bereiche hervorbringt, zu einem Ganzen vereint scheinen. So könnte leicht die Vorstellung entstehen, man habe den optischen Schnitt des Stäbchens selbst vor Augen, das eine Veränderung seiner Struktur erlitten habe der Art, daß stärker färbbare Körnchen in eine schwächer tingirbare Grundsubstanz eingelagert seien. Bei ganz scharfer Einstellung kann man sich jedoch stets überzeugen, daß der unregelmäßige Rest des soliden Stäbchens noch ebenso homogen ist, wie früher das ganze Element.

Die achromatischen Kernkörperchen, die wir als ganz kleine Körnchen entstehen sahen, sind stark aufgequollen. Man findet in jeder Kernhälfte deren eines bis drei in sehr wechselnder Lagerung. Nur selten sieht man eines derselben noch direkt dem Körper des chromatischen Elements angeschmiegt. Im allgemeinen läßt sich konstatieren, daß ihre Größe zu ihrer Zahl im umgekehrten Verhältnis steht.

Fig. 16 zeigt den durch die besprochenen Stadien repräsentierten Entwicklungsgang in allen Stücken um einen Schritt weiter geführt: die Kernvakuole ist beträchtlich größer geworden, das Kerngerüst hat entsprechend an Ausdehnung gewonnen, der Körper der beiden chromatischen Elemente ist nur in spärlichen Resten noch zu erkennen. Der Kernraum emanizipiert sich mehr und mehr von der ursprünglichen Gestalt der Elemente und zeigt die Tendenz, in die Kugelform überzugehen. Doch ist die Zweiteilung desselben in (a) noch recht deutlich wahrzunehmen, während der Durchschnitt des Kerns, welcher die Elemente der Länge nach trifft (b), schon mehr der Kreisform sich nähert. Sehr auffallend tritt auf diesem Stadium die exzentrische Lage der beiden Elemente in ihren Kernhälften hervor. Der noch unveränderte Rest eines jeden ist der lateralen und zugleich der dem Ei-Innern zugekehrten Seite der Membran sehr nahe gerückt und nicht selten findet man denselben der Wandung noch dichter angeschmiegt, als Fig. 16 dies zeigt. Wie früher, so breitet sich auch jetzt das aus jedem Element entstandene Retikulum nur gegen die Kernmembran hin aus,

und zwar gegen die Hälfte derselben, die dem Element von Anfang an zugehört. Gegen den Innenraum der Vakuole entsendet dasselbe keine Ausläufer: hier tritt mit dem Wachsthum des Kerns immer auffallender ein leerer, nur von Kernsaft erfüllter Raum hervor, der äußerst selten von einem gleichsam verirrten chromatischen Fädchen durchzogen wird. An der inneren Fläche der Kernmembran läßt sich jetzt in ziemlich gleichmäßiger Ausbreitung ein chromatisches Netzwerk erkennen als der peripherste Teil des Kerngerüstes, der dem inneren Retikulum immer mehr Substanz entzieht und so an Stärke gewinnt. Die Reste, die von der ursprünglichen Stäbchenform des Elements noch übrig sind: unregelmäßige Brocken, die meist noch durch stärkere oder schwächere Brücken miteinander zusammenhängen, erscheinen noch ebenso homogen, wie früher das ganze Element. Nicht Strukturveränderungen also (wenigstens keine sichtbaren) erleidet dieses bei seinem Übergange in das Gerüst, sondern nur Formveränderungen, indem es, der Amoebe vergleichbar, Fortsätze aussendet, die, auf Kosten des Körpers wachsend, diesen allmählich zu ihrer Bildung aufbrauchen.

Dieser Zustand ist fast völlig erreicht in dem in Fig. 17 a dargestellten Kern, welche Figur in ihrer Orientierung der Fig. 16 b entspricht.

Der Kern hat sich fast vollkommen abgerundet. Nur eine leichte Abplattung an jener Stelle, gegen welche die letzten Reste der Verbindungsfasern hinziehen, erinnert noch an die frühere Zweiteilung. Stellt man auf die Oberfläche des Kerns ein (Fig. 17 b), so erblickt man, der Membran folgend, ein dichtes chromatisches Netzwerk, welches ziemlich gleichmäßig über die ganze Fläche ausgebreitet ist. Im optischen Durchschnitt des Kerns könnte man bei schwächeren Systemen fast an eine „chromatische Kernmembran" denken; stärkere Vergrößerung löst aber diese scheinbar kontinuierliche Chromatinschicht in einzelne Bälkchen und Fadendurchschnitte auf, welche an der Innenfläche der aufs schärfste davon zu unterscheidenden achromatischen Membran in das Lumen der Vakuole vorspringen. Zugleich sieht man von ihnen aus ein feineres Gerüstwerk bis in geringe Tiefe ins Innere eindringen, wo dasselbe mit immer schwächer werdenden Fädchen sich allmählich verliert. Nur von zwei ungefähr entgegengesetzten Stellen der Membran ragt das Retikulum leistenförmig tiefer und mit stärkeren Bälkchen in die Vakuole hinein und bezeichnet damit als letzte

Andeutung die Plätze, an denen die Körper der beiden Elemente ihre Lage hatten (Fig. 17 a).

Es wäre von Wichtigkeit, zu wissen, ob in dem Kerngerüst, das ja, wie wir gesehen haben, zur Hälfte aus dem einen, zur Hälfte aus dem andern Element entstanden ist, diese Zweiheit auch jetzt noch sich nachweisen läßt, oder ob die Gerüstfäden des einen Stäbchens, die wir im Innern des Kerns so lange Zeit von denen des anderen getrennt verlaufen sahen, schließlich an der Membran doch mit jenen zu einem einheitlichen Retikulum verschmolzen sind. Wenn auch meine Präparate mehr für das letztere Verhalten zu sprechen scheinen, indem ich nicht imstande bin, eine Unterbrechung des Gerüsts nachzuweisen, so bin ich doch weit entfernt, damit die Frage für entschieden zu halten. Denn der Eikern von Ascaris megalocephala ist bei seiner Kleinheit für solches Detail kein sehr günstiges Objekt. Seine Vorzüge, die uns gestatten, in der Entstehung des Gerüsts die Schicksale der chromatischen Elemente weiter zu verfolgen, als in anderen Kernen, liegen lediglich in der geringen Zahl dieser Elemente.

Der in Fig. 18 abgebildete Eikern kann als vollkommen ausgebildeter „ruhender Kern“ bezeichnet werden. Von den beiden Elementen in ihrer Selbständigkeit ist nichts mehr zu erkennen, keine Andeutung mehr von der früheren Zweiheit sowohl der Vakuole als des Gerüsts. Ein gleichmäßiges Retikulum überzieht die Innenfläche der Kernmembran und ragt mit feineren anastomosierenden Bälkchen in den Binnenraum des Bläschens hinein.

An den Alkoholpräparaten finde ich die Grundsubstanz der Vakuole stets homogen und wasserhell. An den Eiern dagegen, die in Pikrinessigsäure gehärtet sind, erscheint dieser Inhalt leicht granuliert, oder, besser gesagt, flockig. Je nach der Einwirkung der Reagens, die ja, wie ich in der Einleitung schon hervorgehoben habe, eine sehr verschiedenartige sein kann, tritt dieses Verhalten in wechselnder Stärke, bald sehr deutlich, bald ganz verschwommen hervor. Ich glaube, daß wir dasselbe nicht als eine Struktur des Kerns, sondern als ein durch die Säure hervorgerufenes Gerinnungsprodukt des Kernsaftes anzusehen haben.

Der Punkt, den wir mit dem durch Fig. 18 repräsentierten Stadium in der Entwickelung des Eikerns erreicht haben, stellt

gewissermaßen einen Gipfelpunkt dar, von dem aus die weiteren Umwandlungen wieder abwärts führen, indem sie die bisherigen Veränderungen, wenigstens in den Hauptzügen, in umgekehrter Reihenfolge wiederholen. Hier mag deshalb Halt gemacht werden, einerseits um die im Vorstehenden in einzelnen Etappen geschilderte Entwickelung des Eikerns noch einmal im Zusammenhang zu überblicken und mit den diesbezüglichen Resultaten van Benedens zu vergleichen; andererseits um die Ausbildung des Spermakerns bis zu dem gleichen Stadium zu verfolgen, da von hier an die beiden Geschlechtskerne nicht mehr zu unterscheiden sind und gemeinsam behandelt werden können.

Ich habe die Figuren, an denen ich die Umbildungen des Eikerns besprochen habe, nach Möglichkeit so ausgewählt, daß die in denselben dargestellten Kerne der Reihe nach auseinander entstanden sein könnten. Es muß nun hier ergänzend bemerkt werden, daß bei aller Gleichförmigkeit doch nach verschiedenen Richtungen Abweichungen von dem Beschriebenen vorkommen. Die Vakuole kann schon viel früher, als dies nach den Figuren geschieht, sich zur Kugel- oder Eiform abrunden, umgekehrt kann aber auch die Einschnürung zwischen beiden Kernhälften noch länger persistieren und sogar in völlig ausgebildeten Kernen noch sichtbar sein. Es können weiterhin unsymmetrische Kernformen auftreten, dadurch bedingt, daß die beiden Elemente einander nicht parallel liegen, sondern einen Winkel miteinander bilden, der dann meistens ein rechter ist. In ganz seltenen Fällen liegen die beiden Stäbchen mit ihrer Längsachse in einer Geraden; es entsteht dann zunächst ein sehr langer schlauchförmiger Kern. Endlich hält die Entwickelung des Gerüsts mit dem Wachstum des Kernraums nicht genau Schritt; es kommt sogar, wenn auch äußerst selten vor, daß zu einer Zeit, wo die Vakuole die Größe des in Fig. 15 abgebildeten Kerns erlangt hat, die Stäbchen noch völlig unverändert ohne alle Fortsätze angetroffen werden.

Demnach läßt sich etwa in folgender Weise ein allgemeines Bild von der Entwickelung des Eikerns entwerfen. Von der zweiten Richtungsfigur geht nichts in den Kern über als die zwei chromatischen Elemente der inneren Tochterplatte. Diese verursachen, jedes in einem allmählich wachsenden Abstand, rings um sich eine Ansammlung homogener, wahrscheinlich flüssiger Substanz (Kernsaft), gegen die sich das Protoplasma mit einer anfangs sehr zarten, dann immer stärkeren Rindenschicht (Kern-

membran) abgrenzt. In die so entstandene Vakuole senden die chromatischen Stäbchen Fortsätze aus, welche deutlich das Streben erkennen lassen, die Kernmembran zu erreichen; denn gegen das Innere des Kernraumes fehlen sie. Während die Vakuole wächst, verlängern, verdicken und vermehren sich diese Ausläufer, wobei der solide Körper an Volumen entsprechend abnimmt. Indem die einzelnen Fädchen eines jeden Elements miteinander in Verbindung treten, entsteht ein Gerüstwerk, das zwischen dem Körper des Elements und der Kernmembran ausgespannt ist und hier in einem dichteren, der Innenfläche der Membran angeschmiegten Netzwerk endigt. Allmählich löst sich das ganze Stäbchen in das Gerüst auf und dieses zieht sich nun immer mehr gegen die Kernwandung zurück. Während dieser Umbildungen verliert das Element den Einfluß, den es im Anfang auf die Form des Kernbläschens ausgeübt hat; die beiden, je einem Stäbchen entsprechenden, ursprünglich sehr scharf voneinander abgesetzten Kernhälften runden sich, indem sie sich vergrößern, mehr und mehr zu einer einfachen Kugel ab. Der Körper des chromatischen Elements aber, der anfangs von der Wandung seiner Hälfte rings gleichen Abstand hatte, rückt relativ immer näher an die Oberfläche derselben, indem er die ursprüngliche Entfernung von derselben in beschränktem Bereiche bewahrt, während der übrige Teil der Membran sich immer weiter von ihm entfernt. Dieses Verhalten ist wohl dadurch zu erklären, daß durch die Fortsätze des Stäbchens, welche sich an die Membran ansetzen, eine Verbindung zwischen beiden hergestellt wird, durch welche bei der Vergrößerung der Vakuole ein Zug auf den Körper des Elements ausgeübt wird, auf welchen derselbe entweder durch Verlängerung seiner Ausläufer oder durch eine Bewegung in der Richtung des Zuges reagieren muß. Das erstere muß da eintreten, wo die Verbindungen des Elements mit der Membran in entgegengesetzten Richtungen gleich stark entwickelt sind; hier wird der Zug nach der einen Seite durch den nach der anderen aufgehoben.

Da nun den von der lateralen Seite des Stäbchens ausstrahlenden Fädchen auf der medianen Seite gar keine Fortsätze gegenüberstehen, so kann sich der Zug nach der lateralen Fläche der Kernwandung ungehindert geltend machen, und demgemäß sehen wir in der Folge, wenigstens in den beschriebenen symmetrischen Kernen, den Körper des Elements dieser Seite genähert. — Lange Zeit läßt sich die Selbständigkeit der beiden in das Gerüst sich umwandelnden Stäbchen noch nachweisen; ein

jedes breitet sich nur in seiner Kernhälfte aus. Später, wenn der Kern seiner völligen Ausbildung nahe ist, läßt sich dieser Nachweis nicht mehr führen. — Die Bewegung des Elements beim Übergang in das Retikulum zeigt die größte Übereinstimmung mit der eines Rhizopoden. An jeder beliebigen Stelle des Körpers kann ein Fortsatz hervortreten, der, zuerst fein, sich immer mehr verstärkt, entweder isoliert bleiben oder mit anderen Ausläufern sich verbinden kann. Diese Pseudopodien werden bei ihrer Entstehung nur von der achromatischen Rindenschicht des Stäbchens gebildet, und erst, wenn sie eine gewisse Stärke erreicht haben, fließt die chromatische Substanz in sie ein. — Schon in der eben entstandenen Kernvakuole zeigen sich in Form kleiner Körnchen und in wechselnder Zahl achromatische Nucleolen [1]), dem Körper jedes Stäbchens zunächst dicht anliegend und wahrscheinlich aus diesem sich ablösend. Auf späteren Stadien sind sie, zu Kugeln von verschiedener Größe aufgequollen, im Kernraum unregelmäßig verteilt.

Diese Resultate über die Ausbildung des Eikerns weichen von denjenigen van Benedens (3) nicht unerheblich ab. Wie ich oben bereits erwähnt habe, läßt van Beneden die Kernvakuole aus einem homogenen achromatischen Körper hervorgehen, der schon im Keimbläschen die chromatischen Elemente umgiebt. Aus dieser Substanz differenzieren sich körnige Fädchen, welche von der Oberfläche der chromatischen Elemente in radiärer Richtung gegen die Kernmembran ziehen, welch' letztere sich gleichfalls in Körner, durch feine Fibrillen verbunden, auflöst. An die Körner der Membran heftet sich außen das Gerüstwerk der Zellsubstanz, innen das Kernretikulum an. Beide sind prinzipiell identisch, was auch daraus hervorgeht, daß die Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur zum Teil in das Kerngerüst, zum Teil in die Zellsubstanz übergehen. Auch dem chromatischen Element liegt ein dem Retikulum der Zellsubstanz und der Kernvakuole gleichwertiges achromatisches Gerüstwerk zu Grunde, das sich von jenem nur dadurch unterscheidet, daß es dicht zusammengebacken und durch eine homogene Bindesubstanz verkittet, außerdem mit einer spezifischen chemischen Substanz, dem Chromatin, imbibiert ist. Die Ausbildung des Eikerns geht nun so vor sich, daß einerseits die Flüssigkeit der

1) Auch Kultschitzky (22) hat im Ei- und Spermakern diese Kernkörperchen nachweisen können.

Kernvakuole sich mit der Kittsubstanz des Stäbchens verbindet und diese zum Aufquellen bringt, wodurch das Gerüstwerk des Elements wie ein in Wasser getauchter Schwamm auseinander getrieben wird, andererseits beruht sie auf einer Wanderung des flüssigen Chromatins vom Centrum gegen die Peripherie, indem diese Substanz zunächst die Körner des aus der Vakuole hervorgegangenen Retikulums, schließlich vorzugsweise die der Kernmembran imbibiert, während das zentrale Gerüst als völlig achromatisch zurückbleibt (pag. 280—303).

Dies sind in kurzen Worten die Anschauungen van Benedens. Die Differenzen zwischen denselben und meiner Darstellung können nur zum kleinsten Teil auf einer verschiedenen Deutung der gleichen Bilder beruhen; der Hauptsache nach müssen sie in einer verschiedenen Konservierung der untersuchten Eier ihren Grund haben, und zwar scheint es mir für einzelne Punkte keinem Zweifel zu unterliegen, daß van Benedens Präparate einen ungenügenden Erhaltungszustand aufweisen. Dies gilt in erster Linie für die Kernmembran, die van Beneden aus Körnern, die durch feinste Fädchen verbunden sind, zusammengesetzt sein läßt. An meinen Eiern dagegen erscheint dieselbe als eine äußerst scharfe, homogene Lamelle, die im ausgebildeten Kern eine sehr beträchtliche Dicke erreicht und deutlich doppelt konturiert ist. An diesen Präparaten läßt sich mit voller Sicherheit feststellen, daß das Kerngerüst nur die Innenfläche der Membran überzieht, nicht mit seinen periphersten Fädchen einen Teil derselben darstellt, und wenn van Beneden die Membran durch Imbibition chromatisch werden läßt, so beweist dies, daß dieselbe an seinen Eiern dieses Stadiums überhaupt nicht mehr wahrzunehmen ist. Sodann muß ich die von van Beneden beschriebene Quellung der chromatischen Elemente nach meinen Erfahrungen als eine artificielle bezeichnen. Meine Präparate demonstrieren die Umwandlung der chromatischen Elemente in einer so kontinuierlichen Folge, daß mir diese Volum- und Strukturveränderung, wenn sie im natürlichen Verlauf vorkäme, nicht entgangen sein könnte. Was übrigens den letzteren Punkt betrifft: die Annahme einer Auflösung des Elements in Körner, die sich in einer schwächer tingierbaren Grundsubstanz ausbreiten, so halte ich es nicht für unmöglich, daß dieselbe durch Bilder veranlaßt ist, wie ich ein solches in Fig. 15d abgebildet und oben ausführlich besprochen habe. Endlich verraten van Benedens Abbildungen der Tafel XIXbis auch darin eine mangelhafte Konservierung, daß die achromatischen Nucleolen in denselben

fehlen, also in den Präparaten wahrscheinlich aufgelöst oder bis zur Unkenntlichkeit aufgequollen sind. Alle erwähnten Charaktere, wie auch eine genaue Betrachtung der van Benedenschen Zeichnungen, berechtigen zu dem Schlusse, daß die Kerne in den von ihm untersuchten Eiern verquollen und in ihrer feineren Struktur unklar sind.

Wenn ich somit die Resultate des genannten Forschers über die inneren Umbildungen der beiden Stäbchen und die Imbibition der Membran durch die chromatische Substanz mit Sicherheit als irrtümlich bezeichnen zu dürfen glaube, so bleibt doch noch ein von meiner Darstellung sehr wesentlich abweichender Punkt übrig, der sich durch meine Präparate nicht direkt widerlegen läßt. Es ist dies die Annahme, daß die von mir als Ausläufer der Elemente beschriebenen Fädchen Differenzierungen der Vakuole seien, die erst später durch Imbibition chromatisch werden. Allein die Korrelation zwischen der Entwicklung dieser Fädchen und der Form und dem Volumen der noch soliden Chromatinmasse muß auch diese Anschauung sehr unwahrscheinlich machen. Besonders jene Fälle, wo die Vakuole bereits eine beträchtliche Größe erreicht hat, ohne daß eine Veränderung mit den Stäbchen vorgegangen ist, und in denen dann auch niemals eine Spur von einem Kerngerüst zu beobachten ist, sprechen mit Entschiedenheit dafür, daß dieses Gerüst als ein Produkt der chromatischen Elemente anzusehen ist. Eine weitere Stütze für diese Auffassung liegt in dem bereits hervorgehobenen und in Fig. 10 gezeichneten Verhalten, welches die chromatischen Elemente zuweilen in der zweiten Richtungsspindel erkennen lassen, darin nämlich, daß schon hier, wo eine Kernvakuole noch nicht existiert, ganz ähnliche Fortsätze an den Stäbchen zur Ausbildung gelangen können. Daß diese Ausläufer zunächst achromatisch sind, kann nicht gegen ihre Ableitung von den chromatischen Elementen sprechen; denn wir wissen ja, nicht nur von den Stäbchen des Ascarideneies, sondern auch von den Elementen vieler anderer Zellen, daß sie eine achromatische Rindenschicht oder eine durchgehende achromatische Grundlage enthalten. Dies giebt ja auch van Beneden zu. Mit Entschiedenheit aber glaube ich mich dagegen aussprechen zu müssen, daß man, wie dieser Forscher es thut, diese Substanz mit dem achromatischen Zellretikulum identifiziert, sie gewissermaßen als einen Teil desselben betrachtet, der nur zufällig zum Träger einer spezifischen chemischen Substanz, des Chromatins, geworden ist und von dieser Substanz auch wieder verlassen wird. Gegen diese

Annahme sprechen alle Erfahrungen der letzten Jahre, und die einzige Stütze, die man für dieselbe beibringen konnte, die von van Beneden behauptete Imbibition der Kernmembran mit chromatischer Substanz, haben wir ja oben als irrthümlich erkannt.

Die Entwicklung des Spermakerns bis zu jenem Stadium, auf dem wir den Eikern verlassen haben, läßt sich mit wenigen Worten beschreiben. Genau wie bei letzterem bildet sich um die chromatischen Elemente eine allmählich wachsende Vakuole, in welche die Elemente anastomosierende Fortsätze aussenden; wie dort treten Kernkörperchen auf, die soliden Chromatinmassen werden nach und nach vollständig in das Gerüst aufgelöst und dieses zieht sich schließlich gegen die Kernmembran zurück.

Wenn trotz dieser Übereinstimmung in allen wesentlichen Vorgängen doch fast stets die beiden Geschlechtskerne bis zu ihrer völligen Ausbildung aufs deutlichste zu unterscheiden sind, so hat dies seinen Grund darin, daß die chromatischen Elemente, aus denen der Eikern hervorgeht, eine sehr einfache Form und gesetzmäßige gegenseitige Anordnung besitzen, während die des Spermakerns, wie wir oben gesehen haben, meist ganz unregelmäßig gestaltet und ebenso unregelmäßig gegeneinander gelagert sind. Dies hat zunächst zur Folge, daß die Vakuole, die am Eikern in der charakteristischen symmetrischen Gestalt auftritt, am Spermakern eine solche Zweiteilung meist vermissen läßt, indem sie von Anfang an ungefähr Kugelgestalt besitzt. Nur in ganz seltenen Fällen — ein solcher ist in Fig. 30 (Tafel II) abgebildet — zeigen die Elemente des Spermakerns die gleiche Form und gegenseitige Lagerung, wie die des Eikerns, und bedingen dann auch eine entsprechende Gestalt des Kernbläschens.

Sind schon die noch kompakten männlichen Elemente häufig schwer auseinander zu halten, so ist dies für die Gerüstfäden, die aus jedem entstehen, in der Regel ganz unmöglich. Der ganze Kernraum wird von einem jeglicher Gesetzmäßigkeit entbehrenden Balkenwerk durchzogen, in welchem der Anteil eines jeden Elements nicht abzugrenzen ist (Fig. 13—16). Ganz unregelmäßige Brocken in verschiedenster Verteilung stellen die noch soliden Reste der Elemente dar. Das Streben des Retikulums, sich an der Peripherie zu verdichten, das im Eikern so deutlich zu erkennen war, tritt am Spermakern anfangs viel weniger hervor. Auch die centralen Partieen der männlichen Kernvakuole werden

vielfach von Gerüstfäden durchzogen (Fig. 16, 17), und erst, wenn der Kern nahezu seine volle Größe erreicht hat, ziehen sich auch diese gegen die Membran zurück. Von da an sind die beiden Geschlechtskerne nicht mehr zu unterscheiden, wenigstens an sich nicht, wogegen ihre Lagebeziehungen zu bestimmten Teilen des Eies in der Regel noch gestatten, zu sagen, welches der Ei-, welches der Spermakern ist.

Van Benedens Angaben über die Bildung des Spermakerns stimmen naturgemäß mit jenen, die er über die Entwicklung des Eikerns gemacht hat, überein, so daß eine Besprechung derselben überflüssig ist. Nur einen Punkt möchte ich hervorheben, der sich auf die Entstehung der Vakuole bezieht. Wie die weiblichen Elemente von dem „Hyalosoma", so sollen die des Spermatozoons von einer „couche périnucléaire" umgeben sein, aus welcher das Kernbläschen hervorgeht. Ich habe von dieser Schicht nichts wahrnehmen können. Das einzige, was ich auf die Angabe van Benedens beziehen könnte, ist eine durchaus nicht konstante Differenzierung des Protoplasmaleibs des Spermatozoons in eine kompaktere periphere und eine lichtere zentrale Zone. Allein daß sich die letztere nicht an der Bildung des Spermakerns beteiligt, geht mit voller Sicherheit daraus hervor, daß sie manchmal noch deutlich wahrnehmbar ist, wenn sich der Spermakern bereits von seiner Hülle losgelöst hat. Wie um die weiblichen Elemente, so sehe ich auch an den männlichen die Vakuole zunächst in einem ganz minimalen Umkreis auftreten; wo die Elemente nicht ganz dicht aneinanderliegen, scheint mir ihr Beginn durch eine Aufhellung des zwischen denselben befindlichen Raumes angezeigt zu werden.

Bevor wir die Schicksale der beiden Geschlechtskerne weiter verfolgen, haben wir noch die Lage, die sie während ihrer Ausbildung im Ei einnehmen, und gewisse Beziehungen derselben zu anderen Teilen ins Auge zu fassen. Vom Eikern wissen wir bereits, daß er stets ziemlich nahe an der Oberfläche entsteht und durch die allmählich sich rückbildenden Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur Beziehungen zum zweiten Richtungskörper unterhält. Während des Wachstums behält der Kern in der Regel diese Lage annähernd bei, manchmal rückt er seitlich etwas von seinem Entstehungsort ab (Fig. 16) oder er dreht sich um irgend eine seiner Achsen (Figur 14). Nur selten dringt er schon früh-

zeitig tiefer ins Ei-Innere vor, wobei er sich von den Verbindungsfasern loslöst. Meist giebt sich noch der völlig ausgebildete Kern durch seine dem zweiten Richtungskörper benachbarte Lage als Eikern zu erkennen (Fig. 18).

Der Spermakern entsteht stets im Mittelpunkt des Eies, in einem vom Eiprotoplasma schon durch seine Färbbarkeit scharf unterschiedenen Mantel, dem Protoplasmakörper des Spermatozoons, der während der Reifungsperiode des Eies, abgesehen von dem Verlust des lichtbrechenden Körpers, nur wenig an Volumen eingebüßt hat. Nachdem der zweite Richtungskörper ausgestoßen ist und um die männlichen und weiblichen Kernelemente die Vakuole deutlich zu werden beginnt, verlässt der Spermatozoënkörper das Zentrum des Eies und wandert mit dem entstehenden Kernbläschen mehr oder weniger weit nach der Peripherie (Fig. 13—16), so daß der wachsende Spermakern häufig sehr nahe an der Eioberfläche angetroffen wird. Diese Ortsveränderung kann sich in jedem beliebigen Eiradius vollziehen; am seltensten kommt es nach meinen Erfahrungen vor, daß sich das Spermatozoon gegen den Eikern hin bewegt (Fig. 16).

Interessant ist das Verhalten des Spermakerns zu seinem Protoplasmamantel, wovon van Beneden eine ausführliche Beschreibung gegeben hat. Meine Präparate bestätigen seine Angaben und gestatten einiges Detail noch genauer festzustellen. Zur Zeit der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers sind die männlichen Kernelemente von einer durch ihre Färbbarkeit von der Zellsubstanz des Eies leicht zu unterscheidenden Hülle, dem protoplasmatischen Anteil des Spermatozoons, auf allen Seiten umschlossen, wenn sie auch bei der meist unregelmäßigen Form dieses Mantels von den einzelnen Punkten der Oberfläche desselben verschieden weit entfernt sind. An der Ausbildung des Spermakerns nimmt diese Substanz keinen sichtbaren Anteil. Die chromatischen Elemente entziehen ihr nur Flüssigkeit zur Bildung ihrer Kernvakuole, und auch diese Flüssigkeit dringt wahrscheinlich zum größeren Teil aus dem Eiprotoplasma durch die Hülle hindurch. Die Dehnbarkeit des Mantels ist eine sehr geringe und gestattet der im Innern desselben entstehenden Vakuole nur eine mäßige Vergrößerung. Die Vakuole hat jedoch ein so energisches Bestreben zu wachsen, daß der Protoplasmakörper dasselbe nicht zu hindern vermag: das Bläschen sprengt die Hülle und dringt in die Eisubstanz vor. Es ist vielleicht nicht ohne Wichtigkeit, daß, streng genommen, erst von diesem Moment an der Sperma-

kern sich wirklich im Ei befindet[1]). Häufig bleibt ein Teil des Bläschens im Mantel zurück und hängt nun mit dem ausgetretenen Teil durch einen stark eingeschnürten Hals zusammen, indem die Öffnung der Hülle, nachdem der Druck beseitigt ist, sich wieder zu schließen sucht (Fig. 12 und 13). Noch an ziemlich großen Kernen, deren Protoplasmakörper bereits stark rückgebildet ist, ist an dem kugeligen Kernbläschen nicht selten eine stielförmige Ausbuchtung sichtbar, die in eine Vertiefung jenes Körpers hineinragt (Fig. 16). In anderen Fällen trennt sich der Kern viel früher von seiner Hülle und kann sich beträchtlich von derselben entfernen. Eine anfangs tiefe und nach Innen sich kugelig erweiternde Aushöhlung in der letzteren bezeichnet die Stelle, wo der Kern seine Lage hatte und sich seinen Weg nach außen bahnte. Während des Wachstums der beiden Geschlechtskerne nimmt der Protoplasmakörper des Spermatozoons sehr rasch an Größe ab, ohne daß man, wenigstens an meinen Präparaten, nachweisen kann, was aus seiner Substanz wird. Zur Zeit, wo die beiden Kerne ihre volle Größe erreicht haben, ist nur selten noch etwas von ihm übrig; ein einziges Mal sah ich einen spärlichen Rest in einem Ei, in welchem die erste Furchungsspindel sich ausbildete, einmal schien mir ein solcher sogar in einer der beiden ersten Furchungskugeln noch vorhanden zu sein. So lange noch ein Rest sichtbar ist, zeichnet sich derselbe durch seine Färbbarkeit aus und ist stets gegen das Protoplasma des Eies scharf abgegrenzt.

Hier ist wohl der geeignete Ort, um die Stellung zu begründen, die ich nach meinen Beobachtungen gegenüber der von Zacharias (9) für das Ei von Asc. meg. aufgestellten Befruchtungslehre einnehmen muß. Zacharias behauptet, daß die von van Beneden als Pronuclei erkannten Kerne nicht solche, sondern bereits konjugierte Kerne, halbe erste Furchungskerne seien, dadurch entstanden, daß sich je ein weibliches Element mit einem männlichen verbindet und so zwei halb männliche, halb weibliche Kerne sich bilden, deren Selbständigbleiben bis zu ihrem Eintritt in die erste Furchungsspindel nun nichts Auffallendes mehr hat. Zacharias giebt zwar zu, daß auch wahre Geschlechtskerne im Ascaridenei auftreten können; allein diese sollen stets in der an

1) Kultschitzky (22) legt auf diesen Punkt großes Gewicht.

anderen Eiern konstatierten Weise zu einem bläschenförmigen ersten Furchungskern verschmelzen.

Ich wiederhole hier, was ich schon in einem Nachtrag zum ersten Heft dieser Studien ausgesprochen habe: daß ZACHARIAS einen Beweis für seine Behauptungen nicht beigebracht hat. Seine Zeichnungen demonstrieren den Austausch der Elemente zur Bildung zweier halb männlicher, halb weiblicher Kerne nicht, und wie er „auf das bestimmteste“ versichern kann, daß, wenn Geschlechtskerne entstehen, diese stets zu einem typischen ersten Furchungskern verschmelzen, verstehe ich nicht. Denn er hat doch auch, wie andere Beobachter, nur abgetötete Eier untersucht und kann es also einem sich selbständig weiter entwickelnden Kern nicht ansehen, ob derselbe ein nach seinem Modus bereits konjugierter oder ein Geschlechtskern ist.

Schon an jenem Ort habe ich betont, daß ich unter allen Eiern, die mir zu Gesicht gekommen sind — und deren Zahl ist eine sehr große — nur äußerst wenige (etwa zehn) mit einem einheitlichen ersten Furchungskern angetroffen habe, sonst nur solche mit zwei Kernen, die bis zur Entstehung der ersten Furchungsspindel selbständig bleiben. Müßte man nun nach ZACHARIAS erwarten, daß in denjenigen meiner Eier, die im Moment der Entstehung der beiden Kerne abgetötet worden sind, in außerordentlich überwiegender Zahl die Doppelbefruchtung zu konstatieren wäre, so kann ich thatsächlich umgekehrt in allen diesen Eiern mit voller Sicherheit feststellen, daß wahre Vorkerne sich bilden. Und auf diesen Punkt will ich hier noch mit einigen Worten eingehen. Zu der Zeit, wo nach ZACHARIAS der Austausch der chromatischen Elemente zur Bildung der beiden halben Furchungskerne stattfinden müßte, und dies wäre auf jenem Stadium, wo die Elemente noch nicht begonnen haben, Fortsätze zu treiben, liegen in allen meinen Präparaten die männlichen Elemente, umschlossen von ihrem Protoplasmakörper, im Zentrum des Eies, die weiblichen nahe an der Oberfläche. In dieser gegenseitigen Lagerung nehmen die beiden bläschenförmigen Kerne ihre Entstehung. Eine Umgruppierung der Elemente, wie sie ZACHARIAS postuliert, ist vollkommen ausgeschlossen. Später behält der Eikern seine oberflächliche Lage in der Regel bei und der Spermakern ist nun infolge seiner Wanderung gegen die Peripherie gewöhnlich noch weiter von ihm entfernt als im Anfang. Aber auch wo die männlichen Elemente sich gegen die weiblichen hinbewegt haben, wie ein solcher seltener Fall in Fig. 16 dargestellt ist, läßt sich doch mit

Sicherheit angeben, daß wir es nicht mit kopulierten Kernen, sondern mit Ei- und Spermakern zu thun haben. Einerseits sind nach den oben ausführlich besprochenen Charakteren die beiden Kerne an sich auf diesem Stadium leicht zu erkennen: der Eikern an seiner eingeschnürten Vakuole und der symmetrischen Verteilung der Elemente in den beiden Kernhälften, der Spermakern durch den Mangel dieser Eigenschaften. Außerdem aber müssen die an den einen Kern herantretenden Verbindungsfasern und der dem andern angeschmiegte färbbare Protoplasmakörper jeden Zweifel an der Natur der beiden Kerne beseitigen.

Ich halte mich nach dem Gesagten für berechtigt zu dem Schluß, daß der von ZACHARIAS behauptete Befruchtungsmodus, wenn er, was ich mir zu bezweifeln erlaube, wirklich vorkommt, als ein Ausnahmsfall anzusehen ist, dem jede prinzipielle Bedeutung abgesprochen werden muß.

Im Vorstehenden ist bereits erwähnt, daß eine Verschmelzung der beiden bläschenförmigen Gerüstkerne zu einem gleichartigen ersten Furchungskern im Ei von Ascaris megalocephala vorkommen kann. Dieser Modus der Kernvereinigung ist von NUSSBAUM (2), CARNOY (6), ZACHARIAS (9) und mir (10) beobachtet worden, und ich möchte fast glauben, daß auch VAN BENEDEN, obgleich er an verschiedenen Stellen seines Werkes das Gegenteil versichert, typische erste Furchungskerne gesehen hat. Wenigstens heißt es auf pag. 9 seiner Abhandlung über den weiblichen Geschlechtsapparat von Ascaris megalocephala: „Les oeufs arrivés au voisinage du vagin n'ont pas encore subi la première segmentation; la plupart d'entre eux montrent deux pronucleus bien apparents dans le globe vitellin rétracté. Quelques-uns laissent apercevoir, à la place des deux pronucleus, le premier noyau embryonnaire formé aux dépens des deux pronucleus.“ Vielleicht hat VAN BENEDEN auf Grund seiner späteren Resultate diese früheren Beobachtungen wieder in Zweifel gezogen und im Sinne einer bloßen sehr dichten Aneinanderlagerung der beiden Geschlechtskerne aufgefaßt[1]).

---

1) In einer neuen, gemeinschaftlich mit A. NEYT veröffentlichten Arbeit VAN BENEDEN's (14) ist übrigens die Verschmelzung von Ei- und Spermakern zu einem bläschenförmigen ersten Furchungskern als seltenes Vorkommnis (3 %) der beobachteten Eier) zugegeben.

Es scheint, daß verschiedene Weibchen hinsichtlich der Vereinigungsart der Geschlechtskerne ihrer Eier sich verschieden verhalten, daß bei manchen fast ausschließlich eine Vereinigung der Kerne erst in der Spindel, bei anderen schon im Zustand des Bläschens mit chromatischem Gerüst vorkommt. Denn während van Beneden und ich fast nur den ersteren Modus beobachtet haben, scheint Nussbaum (2) umgekehrt nur die Entstehung eines bläschenförmigen Furchungskerns gesehen zu haben. Dieser Forscher bildet ein Stadium ab, wo der erste Furchungskern eben in Bildung begriffen ist; derselbe ist hantelförmig eingeschnürt und läßt so noch den Anteil, den die beiden Geschlechtskerne an seiner Bildung nehmen, feststellen. Ganz ähnlich konnte ich selbst den Vereinigungsvorgang in drei verschiedenen Stadien beobachten, die ich in Fig. 52—54 (Taf. III) abgebildet habe. In der ersten Figur sieht man die beiden Kerne an dem einen Ende zu Spitzen ausgezogen, die sich gegeneinander neigen und mit ihren Enden sich berühren. Das nächste Stadium zeigt diese Berührungsstelle etwas vergrößert. Es macht mir den Eindruck, als seien in dem Bereich, in dem die Kerne aneinander liegen, die Membranen schon geschwunden und also bereits eine Kommunikation der beiden Vakuolen vorhanden. In dem dritten Ei endlich ist die Kommunikation eine weite geworden; hier liegt ein einheitlicher erster Furchungskern vor, der nur durch seine Form noch die Bildung aus zwei Kernen verrät.

Die drei Präparate sprechen für die Annahme, daß von den Membranen der beiden Kerne bei der Verschmelzung nur ein ganz kleiner Teil, oder, noch wahrscheinlicher, überhaupt nichts aufgelöst wird, daß vielmehr in jeder Membran da, wo sie zunächst mit einer feinen Spitze die andere berührt, durch Dehiscenz eine anfangs sehr kleine Öffnung entsteht, deren Ränder mit denen der anderen verschmelzen, so daß die beiden Membranen nun eine einheitliche geschlossene Lamelle darstellen. Der Vorgang wäre analog dem so häufigen embryogenetischen Prozeß, wo zwei epithelial begrenzte Hohlräume miteinander in Kommunikation treten. Die beiden Kernhälften stehen zunächst nur durch eine sehr enge Öffnung in Verbindung, und der Furchungskern erinnert dadurch an den jungen Eikern. Wie dieser rundet er sich erst allmählich zur Kugel ab. Mit dieser Anschauung, wonach die Membranen von Ei- und Spermakern ganz in die des ersten Furchungskerns eingehen, stimmt auch das Verhalten, welches die chromatische Substanz bei der Verschmelzung beobachten läßt, überein. Diese

Substanz überzieht in den beiden Geschlechtskernen die Innenfläche der Membran in Form eines gleichmäßig verteilten dichten Retikulums. Würden die Membranen in größerer Ausdehnung bei der Verschmelzung aufgelöst, so müßte wohl in dem Stadium der Fig. 53 und 54 die chromatische Wandschicht beider Kerne, soweit sie an diesem Teil der Membran ihre Lage hatte, den Raum des einheitlichen Kerns als Scheidewand durchziehen. Davon ist jedoch keine Spur zu sehen; der Furchungskern, auch wenn er noch aus zwei scharf voneinander abgesetzten Hälften besteht, zeigt gerade so, wie Ei- und Spermakern, nur an seiner Membran ein gleichmäßig entwickeltes Gerüst. Es scheint demnach, daß bei der Eröffnung der beiden Kernräume gegeneinander das Gerüst eines jeden Kerns seiner Membran folgt, daß es also wie diese aus der geschlossenen Kugel- oder Eiform allmählich in die einer Halbkugel übergeht. Dabei kommen die beiden Gerüste mit ihren so entstehenden freien Rändern miteinander in Berührung und scheinen nun zusammen eine einfache kontinuierliche Rindenschicht darzustellen.

Auch Zacharias (9) hat die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne näher beschrieben und in Fig. 21 (Taf. X) abgebildet. Allein es kann meines Erachtens gar keinem Zweifel unterliegen, daß diese Figur die erste Furchungsspindel im Stadium des Dyaster (Flemming), wo die Enden der Schwesterfäden noch miteinander zusammenhängen, darstellt. Sie ist zwischen die Fig. 33 und 34 des genannten Forschers einzureihen.

Von den Veränderungen, die der bläschenförmige erste Furchungskern bis zur Ausbildung der Spindel erleidet, habe ich nur ein einziges Stadium gesehen, das in Fig. 55 (Taf. III) abgebildet ist. Der Kernraum ist beträchtlich geschrumpft, die Membran wenigstens an einzelnen Stellen noch deutlich nachweisbar; an zwei entgegengesetzten Enden des Kerns erkennt man die Spindelpole mit ihren Strahlungen. Das Kerngerüst hat sich zu homogenen Fäden kontrahiert, deren Zahl wegen der dichten Aneinanderlagerung nicht bestimmt werden kann, aber wohl sicherlich vier beträgt. Denn wir wissen durch die Untersuchungen von Nussbaum und Zacharias, daß aus dem einheitlichen ersten Furchungskern stets vier Schleifen hervorgehen. Ist die karyokinetische Figur, die auf diese Weise entsteht, einmal völlig ausgebildet, so läßt sie sich von jener, die aus den nicht verschmolzenen Geschlechtskernen sich aufbaut und die nach van Benedens Entdeckung gleichfalls stets vier Schleifen enthält, nicht mehr unter-

scheiden. Die Entstehung der Teilungsfigur nach diesem letzteren Modus bildet in meinen Präparaten die fast ausschließliche Regel und soll, soweit die Kerne daran beteiligt sind, im Folgenden besprochen werden.

Das Wesentliche und fundamental Wichtige an diesem Vorgang liegt in der Entdeckung van Beneden's, daß die beiden Vorkerne, jeder für sich allein, alle die Umwandlungen durchmachen, welche wir sonst an Kernen, die sich zur Teilung vorbereiten, beobachten. Aus dem Gerüst eines jeden Kerns entstehen zwei Schleifen, die erst in der Spindel zu einer einheitlichen Figur vereinigt werden.

Kann ich in diesem Hauptpunkt die Resultate van Beneden's vollkommen bestätigen [1]), und zwar auch an Eiern, gegen die der Einwand, daß sie krankhafte Veränderungen erlitten hätten, nicht erhoben werden kann (siehe Einleitung), so muß ich dem Detail seiner Angaben in verschiedener Hinsicht widersprechen. Für van Beneden ist ja, wie wir oben gesehen haben, das Chromatin eine chemische Substanz, die ein achromatisches, an sich von dem Retikulum der Zellsubstanz nicht unterschiedenes Gerüst imbibiert, sich in demselben ausbreitet und dasselbe auch wieder verläßt. So beruht nach seiner Anschauung die Ausbildung des Knäuels darauf, daß das Chromatin, welches bisher ziemlich gleichmäßig in dem Netzwerk der Kernmembran verteilt war, sich nun auf einzelne Stränge dieses Gerüsts zusammenzieht, während die anderen achromatisch zurückbleiben. Meine Untersuchungen dagegen, sowohl über die Entstehung, als auch über die Auflösung des Kerns, führen mich zu dem Resultat, daß das Kerngerüst, ob chromatisch oder achromatisch, einen völlig selbständigen, eigenartigen Bestandteil der Zelle darstellt, der zwar seine Form sehr mannigfach verändert, in jeder Form aber die gleiche Konstitution bewahrt [2]).

1) Von besonderer Wichtigkeit in dieser Beziehung sind die Untersuchungen Carnoy's (6), der nicht nur bei Asc. meg., sondern auch bei einer Reihe anderer Nematoden eine selbständige Vorbereitung der beiden Geschlechtskerne zur Teilung nachweisen konnte. — Für Asc. meg. hat neuerdings auch Kultschitzky (22) die Entdeckung van Beneden's bestätigt.

2) Damit soll jedoch keineswegs behauptet werden, daß nicht in manchen Kernen noch ein zweites (achromatisches) Gerüst unabhängig von jenem ersteren und vielleicht mit dem Retikulum der Zellsubstanz identisch bestehen könne.

Nachdem in den beiden Kernen das Gerüst sich gleichmäßig an der Peripherie verteilt hat, nehmen dieselben ohne Zweifel noch an Größe zu, ehe die Bildung des Knäuels beginnt. Wenigstens gestatten die Differenzen, die sich in der Größe der ruhenden Kerne von einem Ei zum andern beobachten lassen, kaum eine andere Erklärung.

Ei- und Spermakern eines und desselben Eies sind meistens von gleicher Größe und repräsentieren völlig oder doch nahezu die gleiche Entwicklungsstufe. Die ersten Anzeichen, daß die chromatische Substanz sich wieder in kompakte Körper kontrahieren will, geben sich darin zu erkennen, daß einzelne Fädchen des Kerngerüstes unter den benachbarten durch ihre Stärke auffallen. Schon am Eikern der Fig. 18 nehmen wir die ersten Spuren dieser Strukturveränderung wahr, während im Spermakern ein ziemlich gleichmäßig entwickeltes Gerüst vorliegt. Diese Verstärkung einzelner Gerüstbalken tritt nicht auf kurze Strecken, etwa zwischen zwei Knotenpunkten, regellos bald da, bald dort auf, sondern von Anfang an sieht man ziemlich lange Stränge des Gerüsts gleichmäßig verdickt und in vielfach winkelig geknicktem Verlauf der Kernmembran folgen. Es ist die Regel, daß eine solche verstärkte Partie des Retikulums, soweit sie verfolgt werden kann, als eine einfache Linie verläuft; nur sehr selten sieht man in einem Punkt drei solche Züge zusammenstoßen. Wie die Verdickung entsteht, das ist auf dem vorliegenden frühesten Stadium kaum zu sagen. Denn die Konstitution des Kerngerüsts ist durch die beschriebene Veränderung nicht wahrnehmbar alteriert; die verdickten Stränge nehmen in gleicher Weise Anteil an der Bildung der einzelnen Maschen des Retikulums wie die anderen Fädchen. Erst etwas spätere Stadien lassen feststellen, daß die Zunahme einzelner Gerüststränge auf Kosten der übrigen vor sich geht, indem jeder Faden, der einmal ein geringes Übergewicht über die benachbarten gewonnen hat, allmählich das ganze Netzwerk seiner Umgebung in sich aufsaugt. Dieser Vorgang wird durch die Figuren 19 und 20 sehr anschaulich gemacht. Ungefähr in der Mitte zwischen zwei verdickten Strängen erfährt das zwischen denselben ausgespannte Gerüst eine vollständige Unterbrechung, womit gleichsam wie durch eine Wasserscheide für jeden Faden ein bestimmtes Stromgebiet abgegrenzt wird. Jedem Hauptstrang hängt so auf beiden Seiten ein bald ausgedehnteres, bald nur spärliches anastomosierendes Fadenwerk an, das mit zunehmender Verdickung des ersteren immer schwächer wird und in Fig. 20 nur noch aus kurzen ein-

fachen Seitenzweigen besteht. Ob das Fadenwerk, das durch diese Umformung aus dem Kerngerüst entstanden ist, einen einfachen kontinuierlichen Knäuel darstellt oder aus mehreren getrennten Abschnitten besteht, konnte ich auf diesem Stadium nicht feststellen. Die einzelnen Abschnitte, die man bei einer Einstellung auf die Oberfläche des Kerns verlaufen sieht, sind von ziemlich gleichmäßiger Stärke und vielfach in der unregelmäßigsten Weise geschlängelt und geknickt. Wo früher ein Gerüstknoten bestand und jetzt noch die letzten Reste des Retikulums als kurze Seitenäste aufsitzen, läßt sich meist eine sehr scharfe winklige Biegung konstatieren. Stellt man den größten Durchschnitt des Kerns ein, so erkennt man, daß die einzelnen Abschnitte nicht durchaus der Innenfläche der Kernmembran angeschmiegt sind, sondern daß sie zum Teil in geringer Entfernung von derselben verlaufen. So kann es vorkommen, daß man bei der Oberflächenansicht (Fig. 20) zwei Fäden, resp. verschiedene Strecken eines Fadens sich kreuzen sieht, indem der eine eine oberflächliche, der andere eine tiefere Lage innehat.

Sind die letzten Seitenästchen völlig eingezogen, so bestehen die weiteren Veränderungen wesentlich in einer Kontraktion: der Faden wird kürzer und dicker. Bei diesem Vorgang werden die zahlreichen Biegungen und Knickungen immer mehr ausgeglichen; zunächst verschwinden die letzteren und der Faden erhält einen sanft geschlängelten Verlauf. Es ist selbstverständlich, daß derselbe bei dieser Kontraktion gleitende Bewegungen ausführen muß. Dabei behält er nicht immer mit allen seinen Teilen die oberflächliche Lage bei, sondern nicht selten zieht ein Abschnitt, anstatt den Umweg an der Membran einzuschlagen, mitten durch den Binnenraum der Vakuole. In Fig. 21 sind von beiden Kernen nur die oberen Hälften gezeichnet; in dem links gelegenen Kern sieht man einen Faden von der Oberfläche in einem ziemlich scharfen Winkel abbiegen und in die Tiefe steigen. In Fig. 22 ist in dem höher gelegenen Kern die ganze chromatische Substanz eingezeichnet, in dem tieferen gleichfalls, soweit sie nicht durch den anderen Kern verdeckt ist. Auf diesem Stadium kann ich meist zwei vollkommen voneinander getrennte, ungefähr gleich lange Fäden in jedem Kern nachweisen. In dem oberen Kern der citierten Figur lassen sich dieselben deutlich verfolgen. Es ist bemerkenswert, daß in diesem Kern, der seiner Lage nach mit großer Wahrscheinlichkeit als der Eikern bezeichnet werden kann, jeder Faden nur in der einen Kernhälfte verläuft; man kann den

Kern so in zwei Halbkugeln zerlegen, daß in einer jeden nur Teile eines und desselben Fadens sich finden. Es erinnert dieses Verhalten an die Entstehungsgeschichte des Eikerns, wo wir ja gleichfalls jede Kernhälfte nur von dem einen Element mit Beschlag belegt fanden. In dem anderen Kern ist eine solche Halbierung nicht möglich.

An jenen Präparaten, die ich nach allen Anzeichen für die am besten konservierten halten muß, erscheint der Kernfaden parallel konturiert, vollkommen homogen und gleichmäßig chromatisch. Ich muß dies im Gegensatz zu VAN BENEDEN und ZACHARIAS hervorheben, welche an dem Knäuel eine rosenkranzartige Struktur haben erkennen können, die besonders bei dem letztgenannten Autor in einer ganz erstaunlichen Schärfe und Regelmäßigkeit sich gezeichnet findet. An einem Teil meiner Präparate sehe ich allerdings etwas Ähnliches: der Faden zeigt in unregelmäßiger Weise abwechselnd dickere und dünnere Abschnitte, ohne daß in den letzteren das Chromatin völlig unterbrochen wäre. Allein, daß der Knäuel in diesen Eiern schlechter erhalten ist als in jenen, wo derselbe in der beschriebenen und gezeichneten Weise als ganz gleichmäßig dicker Faden ohne jegliche erkennbare Struktur vorliegt, dafür spricht sehr entschieden der Umstand, daß ich an solchen Präparaten fast stets die Kernvakuole unregelmäßig geschrumpft und den Faden selbst in eigentümlicher Weise verzerrt und geknickt fand. Es kann ja keinem Zweifel unterliegen, daß die von VAN BENEDEN und ZACHARIAS konstatierte Struktur, selbst wenn sie nur infolge einer mangelhaften Konservierung sichtbar würde, in irgend einer Eigentümlichkeit des Kernfadens ihren Grund haben muß. Es fragt sich nur, in welcher Weise man sich eine solche vorzustellen hat. Man könnte versucht sein, die einzelnen verdickten Abschnitte als selbständige Bestandteile des Fadens aufzufassen, in ihnen die „Elemente“ des Kerngerüstes zu sehen und die Fäden nur als Ketten solcher Individuen ohne selbständige morphologische Bedeutung zu betrachten. Gegen diese Auffassung der Anschwellungen, die wahrscheinlich das Gleiche sind wie die PFITZNER'schen Körner in den Kernen der Salamanderzellen, muß ich mich mit Entschiedenheit aussprechen, wenigstens für Ascaris megalocephala, soweit ich hier aus eigener Erfahrung und nach den Angaben von VAN BENEDEN und ZACHARIAS urteilen kann. Eine solche Anschauung scheint mir nämlich mit dem Verhalten, welches die verdickten Abschnitte in verschiedenen Stadien der Kontraktion der Schleifen erkennen lassen, ganz unverträglich

zu sein. Wären es selbständige Unterabteilungen, wodurch die Einkerbungen der Fäden verursacht werden, so müßten dieselben wohl, wenn der Faden sich verkürzt und entsprechend an Dicke zunimmt, nicht in ihrer Zahl sich ändern, sondern einen Wechsel ihrer Form erleiden. Sind sie anfangs Kugeln, so müßten sie nach der Kontraktion als in der Längsrichtung des Fadens abgeplattete und im Querschnitt entsprechend verbreiterte Scheiben sich darstellen. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall. Der Faden mag lang und dünn oder kurz und dick sein, die Anschwellungen, stets in einfacher Reihe aufeinander folgend, sind immer annähernd kugelig, dort klein und zahlreich, hier groß und in geringer Zahl vorhanden. So kann ich in einem Faden der Fig. 24 (Taf. X) von Zacharias 104 Körner zählen, während eine der vollkommen kontrahierten Schleifen, wie sie in Fig. 30 die Äquatorialplatte der Spindel bilden, deren nur 18 enthält. Die Abhängigkeit der Anschwellungen von der Form des Fadens, die sich in diesem Verhalten ausspricht, tritt noch viel klarer in solchen Fällen zu Tage, in denen der Faden in verschiedenem Bereich einen wechselnden Durchmesser besitzt, so besonders auf späteren Stadien, wo sehr häufig jede Schleife an ihren Enden klobig anschwillt, während sie sich in der Mitte entsprechend verdünnt. Hier werden die einzelnen kugeligen Abschnitte, die vorher in dem gleichmäßig dicken Faden durchaus von einer Größe waren, in dem mittleren Bereich wieder kleiner und zahlreicher, während sie an den Enden, der Verdickung des Fadens genau proportional, an Volumen gewinnen. Ich glaube, diese Thatsachen lassen sich mit der Annahme, daß den Anschwellungen eine bestimmte morphologische Wertigkeit zukomme, nicht vereinigen. Viel größere Wahrscheinlichkeit scheint mir die Vermutung für sich zu haben, daß wir in der segmentalen Struktur der Chromatinfäden einen eigentümlichen Kontraktionszustand zu erkennen haben, der vielleicht mit der Bewegung der Fäden in Zusammenhang steht. So ließe es sich am besten verstehen, wie diese Anordnung bald aufs deutlichste ausgeprägt sein kann, während sich an anderen Präparaten nicht die geringste Spur davon nachweisen läßt. Daß diese Erklärung auch für andere Objekte, an denen eine ähnliche Struktur nachgewiesen worden ist, ausreichend sei, behaupte ich nicht.

Noch in einem zweiten Punkte kann ich mich den Angaben von van Beneden und Zacharias nicht unbedingt anschließen. Beide Forscher haben in jedem Kern zunächst einen kontinuierlichen Knäuel nachweisen können, der sich erst später in zwei Schleifen

segmentiert. Ich selbst habe einen ununterbrochenen Kernfaden nie gesehen, obgleich ich frühere Stadien als die beiden genannten Forscher analysiert habe. Denn meine Fig. 22, in der ich zwei völlig getrennte Fäden mit Sicherheit nachweisen kann, repräsentiert eine viel jüngere Phase des Knäuels, als ZACHARIAS' Fig. 27 (Taf. X) und VAN BENEDEN's Fig. 11 (Taf. XIX[bis]), die frühesten Bilder, in denen diese Autoren das gesamte chromatische Material der Kerne darstellen. Zunächst folgt also aus meinen Präparaten, daß die Segmentierung schon viel früher eintreten kann, als jene Forscher dies angeben. Bedeutungsvoller scheint mir eine zweite Thatsache zu sein. Ich habe häufig beobachtet, daß die zwei Fäden mit ihren Enden dicht aneinander liegen, so daß nur eine schmale achromatische Unterbrechung (ich kann nicht sagen, ob ein geformtes achromatisches Verbindungsstück) erkennen läßt, daß kein kontinuierlicher Knäuel mehr vorliegt. Man wird diese Bilder so deuten, daß hier der Faden gerade im Begriff sei, sich zu segmentieren, oder daß die Spaltung soeben beendet sei.

Und diese Erklärung ist gewiß richtig, wenn es überhaupt feststeht, daß jemals ein einziger Faden vorhanden ist. Dies scheint mir jedoch durchaus nicht erwiesen zu sein. Nach meinen Präparaten ist die Möglichkeit offen zu halten, daß in einem nur scheinbar einheitlichen Faden doch von Anfang an die zwei Elemente bereits völlig gesondert bestehen und nur miteinander verklebt sind. Gegen diese Annahme können auch die Präparate von VAN BENEDEN und ZACHARIAS nichts beweisen; denn daß die Unterbrechung, die ich in meinen Präparaten habe auffinden können, an den in regelmäßigen Abständen stark eingeschnürten Fäden, die den genannten Autoren vorgelegen haben, sich kaum wird nachweisen lassen, ist einleuchtend. Wir werden unten in den Kernen der beiden ersten Furchungskugeln ein sehr schönes Beispiel dafür kennen lernen, daß die einzelnen chromatischen Elemente mit von Anfang an völlig freien Enden aus dem Kerngerüst hervorgehen können, daß also der kontinuierliche Knäuel — mag er nun wirklich oder nur scheinbar einheitlich sein — kein wesentliches Moment der Karyokinese darstellt.

Während die zwei Elemente eines jeden Kernes sich immer mehr verkürzen, zeigen sich Veränderungen der Vakuole, welche schließlich zu deren völligem Verschwinden führen. Nach den verschiedenen Bildern, die ich von diesen Veränderungen gesehen habe, kann ich es mir nicht anders erklären, als daß die Auflösung des Kernbläschens nicht stets in der gleichen Weise erfolgt. In

einzelnen Kernen sieht man, ohne daß sich irgend eine Veränderung oder Unterbrechung der Membran nachweisen ließe, den anfangs ganz lichten Kernraum von einer immer dichteren Substanz erfüllt, die sich schließlich von der umgebenden Zellsubstanz nicht mehr unterscheidet (Fig. 24); dann erst verschwindet die Membran, und nun zeigt die Umgebung der chromatischen Elemente nicht den geringsten Unterschied von der übrigen Zellsubstanz. In anderen Fällen geht der Auflösung der Vakuole eine Schrumpfung derselben vorher. Man findet die beiden Kernfäden auf einen engen Raum zusammengeknäuelt und die Membran den Umrissen derselben dicht angeschmiegt (Fig. 25). Der Binnenraum des Bläschens ist (an den Alkoholpräparaten) noch ebenso hell und strukturlos wie auf früheren Stadien. Diesem Verhalten entsprechen als Folgestadien vielleicht jene Bilder, wo man nach völliger Auflösung der Membran die chromatischen Elemente von einem hellen Hof umgeben sieht (Fig. 37, Taf. II), der jedoch bald verschwindet.

Das Endresultat ist also stets das gleiche: die Kernfäden kommen direkt in gewöhnliches Protoplasma zu liegen.

Was aus den Nucleolen wird, konnte ich nicht ermitteln. So viel scheint mir sicher zu sein, daß sie nicht in den Knäuel aufgenommen werden. Denn auch wenn die beiden Elemente schon nahezu ihre definitive Form angenommen haben, lassen sich die Kernkörperchen getrennt von jenen nachweisen (Fig. 23 und 24). Es ist also sehr wahrscheinlich, daß sie bei der Auflösung des Bläschens in die Zellsubstanz gelangen, wo sich ihre weiteren Schicksale nicht mehr verfolgen lassen.

Werfen wir noch einen Blick zurück auf die Lage, welche die beiden Kerne, seit ihrer völligen Ausbildung, im Ei und gegeneinander einnehmen, so ergeben sich in dieser Hinsicht sehr beträchtliche Schwankungen. Die Kerne liegen bald nach Möglichlichkeit im Zentrum des Eies und sind dann häufig so dicht aneinander geschmiegt, daß sie sich gegenseitig abplatten, und die trennende Scheidewand zwischen beiden Bläschen nur aus den beiden Membranen gebildet sein kann, bald liegen sie der Oberfläche nahe und können dann ebenfalls bis zur Berührung benachbart sein, aber auch weit voneinander entfernt liegen. Die Fälle enger Ananeinderlagerung legen die Frage nahe, wie es denn kommt, daß die beiden Kerne nicht verschmelzen, nachdem doch eine Vereinigung der Geschlechtskerne im Bläschenzustand im Ei von Ascaris meg. konstatiert ist. Ohne daß hierauf vor der Hand eine bestimmte Antwort möglich ist, scheint mir doch die Vermutung

einige Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, daß die Verschmelzung nur so lange vor sich gehen kann, als die Kerne in ihrer Ausbildung begriffen sind, daß dieselbe dagegen nicht mehr stattfinden kann, wenn das Gerüst sich wieder zu kontrahieren beginnt. Es ist mir kein Fall bekannt, daß zwei Kerne in den Anfängen der Knäuelphase oder in noch späteren Stadien sich vereinigen. Daß die Konjugation der bläschenförmigen Ei- und Spermakerne in meinen Präparaten so selten ist, ließe sich dann einfach so erklären, daß die beiden Kerne, solange eine Verschmelzung möglich ist, in der Regel zu weit voneinander entfernt sind.

Wie die Lage der Geschlechtskerne selbst, so ist nach deren Auflösung die der beiden Schleifenpaare eine sehr variable. Außerdem zeigen sich in verschiedenen Eiern gewisse Differenzen in der Entwickelungsphase der beiden Schleifen zur Zeit der Kernauflösung. In Fig. 24, wo das Kernbläschen noch besteht, haben die Elemente schon nahezu die Form, die wir später in der ersten Furchungsspindel an ihnen wahrnehmen werden; in Fig. 50 (Taf. III) dagegen erscheinen sie noch als relativ lange Fäden, obgleich von der Vakuole keine Spur mehr sichtbar ist. Noch auffallender tritt diese Differenz hervor, wenn ich die Zeichnungen von Zacharias vergleiche, wo sogar die noch kontinuierlichen Knäuelfäden direkt in der Zellsubstanz liegen. Von der definitiven Form, welche die Elemente vor ihrem Eintritt in die Spindel erreichen, läßt sich allgemein folgendes sagen. Während jeder Faden anfänglich in ganzer Ausdehnung den gleichen kreisförmigen Querschnitt aufweist, macht sich bei fortschreitender Verkürzung eine Änderung bemerkbar derart, daß nur die Enden der Elemente auf kürzere oder längere Strecke diesen Querschnitt bewahren, der mittlere Abschnitt dagegen die Form eines Bandes annimmt (Fig. 24). Sieht man auf die Breitseite dieses Abschnitts, so tritt die Differenz zwischen seiner Form und der der Enden nur sehr wenig oder gar nicht hervor. Erblickt man aber den bandförmigen Abschnitt der Schleife von seiner schmalen Seite, so erscheinen die Enden als keulenförmige Anschwellungen von größerer oder geringerer Mächtigkeit. In der Regel besitzt jedes Element eine scharf ausgeprägte winkelige Biegung; dieser Schleifenwinkel ist meist dem einen Ende beträchtlich genähert; manchmal tritt er kaum hervor. Neben diesem Winkel kann jedes Element noch sanftere Krümmungen in wechselnder Zahl und Richtung aufweisen. Das Volumen der vier Schleifen ist, soweit sich dasselbe schätzungsweise feststellen läßt, ungefähr das gleiche. In der

gegenseitigen Lagerung der beiden aus jedem Kern hervorgegangenen Elemente läßt sich keine Gesetzmäßigkeit erkennen; ebensowenig tritt eine solche zur Zeit, wo die Vakuole noch besteht, hervor. Eine RABL'sche „Pol- und Gegenpolseite“, bedingt durch eine bestimmte Lage der Schleifenwinkel und Schleifenenden, existiert nicht[1]).

Wir haben in die Bildung des Eikerns stets zwei chromatische Elemente eingehen sehen; die gleiche Zahl ließ sich, wenn auch nicht immer mit Sicherheit, für den Spermakern konstatieren. Bei der Auflösung der Kerne gehen aus jedem zwei Elemente wieder hervor. Besteht zwischen diesen und jenen eine Kontinuität, d. h. ist jede Schleife dasselbe Individuum, welches früher als Stäbchen existiert hat? Wir müssen die Antwort auf diese Frage schuldig bleiben. Wir waren zwar bei Verfolgung der Ausbildung des Eikerns lange Zeit imstande, in dem chromatischen Gerüst die zwei Elemente getrennt nachzuweisen, indem jedes nur in der einen Hälfte der Vakuole sich ausbreitet; wir konnten auch im Knäuelstadium des Eikerns schon frühzeitig feststellen, daß zwei getrennte Elemente vorhanden sind und daß in jeder Kernhälfte nur Teile eines und desselben Fadens verlaufen. Allein in den zwischenliegenden Stadien konnte diese Zweiheit der chromatischen Substanz durchaus nicht nachgewiesen werden. Noch weniger gelang dieser Nachweis im Spermakern. Wir müssen also die Möglichkeit offen lassen, daß die chromatische Substanz, die in jeder Schleife enthalten ist, zum Teil aus dem einen, zum Teil aus dem andern der beiden Stäbchen stammt. Mit Sicherheit läßt sich dagegen behaupten, daß eine solche Umgruppierung wenigstens nicht notwendig ist. Dazu berechtigen uns jene Fälle, von denen ich oben schon gesprochen habe, wo jedes der beiden weiblichen Elemente einen selbständigen Kern bildet (Fig. 45 und 46, Taf. III). Es kommt vor, daß diese zwei halben Eikerne niemals miteinander verschmelzen; jeder tritt für sich in die Knäuelphase ein und

1) Wenn VAN BENEDEN und NEYT (14) neuerdings die Existenz eines „Polfeldes“ im Sinne RABL's an den beiden Geschlechtskernen beschreiben (p. 21) so bezweifle ich zwar nicht, daß eine derartige regelmäßige Kernstruktur unter Umständen vorkommen kann, muß aber auf Grund meiner Präparate und der nach denselben gefertigten Zeichnungen die allgemeine Gültigkeit eines solchen Verhaltens in Abrede stellen.

liefert eine einzige Schleife (Fig. 47, Taf. III). Hier kann also kein Zweifel bestehen: das Stäbchen, welches sich in das Kerngerüst auflöst, und die Schleife, die aus diesem hervorgeht, repräsentieren das nämliche chromatische Element. Von jenem wird nichts weggenommen zur Bildung einer anderen Schleife, zu dieser kommt kein Bestandteil eines anderen Stäbchens hinzu. Trotzdem hat das Element eine beträchtliche Umwandlung erfahren: es hat seine Form geändert und ist ungefähr auf das Doppelte seines früheren Volumens gewachsen, und wenn auch die neue Form vielleicht nur eine Folge des Wachstums ist, so ist doch die Vergrößerung eine unbestreitbare und sehr wesentliche Veränderung. Obgleich eine genaue Schätzung der Chromatinmenge in den verschiedenen Entwicklungsstadien des bläschenförmigen Kerns nicht möglich ist, läßt sich doch mit ziemlicher Sicherheit angeben, daß das Wachstum der chromatischen Substanz im Zustand des Gerüsts sich vollzieht. Denn einerseits nimmt das Kernbläschen, nachdem das Retikulum schon ganz an der Oberfläche konzentriert ist, noch an Größe zu, ohne daß dabei das Netzwerk feinfädiger und weitmaschiger würde, andererseits läßt sich schon in sehr frühen Knäuelstadien ermessen, daß die Menge der in dem Fadenwerk enthaltenen Substanz das Volumen der beiden Stäbchen bedeutend übertrifft.

Wir sind gewohnt, den bläschenförmigen Kern mit chromatischem Gerüst als etwas Selbstverständliches, als den notwendigen Ausgangspunkt für die Beurteilung der übrigen Kernzustände anzusehen und demgemäß die Frage nach der Bedeutung des Kreislaufs vom Gerüst des ruhenden Kerns durch die soliden chromatischen Elemente zum Gerüst zurück in die Form zu kleiden: Warum wandelt sich das Kernretikulum vor der Teilung in die kompakten Chromatinkörper um? — Wir können aber auch und vielleicht mit größerem Recht umgekehrt fragen: Warum bleiben denn die soliden Körper nicht von einer Teilung bis zur nächsten in dieser Form bestehen? Daß das Gerüst, der Teilung wegen, sich in die kompakten chromatischen Elemente kontrahiert, vermögen wir einzusehen; aber warum diese in das Gerüst übergehen, dafür fehlt uns bei unserer völligen Unwissenheit über die Wirkungsweise der chromatischen Substanz jeder Anhaltspunkt. Vermag dieselbe in ihrer kontrahierten Form ihre Funktionen nicht auszuüben? Wir wissen es nicht. Es wäre in diesem Dunkel von Wert, wenn auch nur e i n e spezifische Bedeutung des „ruhenden" Kerns nachgewiesen werden könnte. Eine solche scheint mir nun

darin zu liegen, daß die chromatische Substanz nur im Zustand des Gerüstes zu wachsen vermag. In der That, die riesige Vermehrung des Chromatins im wachsenden Organismus scheint nur im Ruhestadium des Kerns vor sich zu gehen. Die chromatischen Elemente der karyokinetischen Figur, die aus dem ruhenden Kern sich bilden, sind im allgemeinen doppelt so groß als die Tochterelemente der vorhergegangenen Teilung; die kontrahierten Elemente aber vergrößern sich nicht mehr. Daß sie diese Fähigkeit überhaupt nicht besitzen, dafür sprechen jene seltenen Fälle, wo dieselben wirklich von einer Teilung bis zur nächsten ohne Einschaltung eines Gerüststadiums persistieren, nämlich in der Richtungskörperbildung vieler Eier. So läßt sich besonders klar bei Ascaris megalocephala verfolgen, wie die Tochterelemente der ersten Richtungsfigur direkt zu den Mutterelementen der zweiten werden, ohne die geringste Vergrößerung zu erfahren [1]), so daß die zweite Spindel nur halb so viel Chromatin enthält als die erste. Mag also das Ruhestadium des Kerns für die Rolle, welche das Chromatin in der Zelle zu spielen hat, von Bedeutung sein oder nicht, so dürfen wir wenigstens diese Form mit großer Wahrscheinlichkeit als notwendige Bedingung für den Fortbestand der chromatischen Substanz betrachten, indem dieselbe allem Anschein nach nur im Zustand eines feinen Retikulums, das sich in einer Vakuole der Zellsubstanz ausbreitet, zu assimilieren und zu wachsen vermag.

IV. Die Veränderungen in der Zellsubstanz während dieser Zeit.

Im vorigen Abschnitt haben wir die beiden Geschlechtskerne bis zu dem Punkt verfolgt, wo jeder derselben nur noch durch zwei chromatische Elemente repräsentiert wird, die, zur Teilung bereit, direkt im Protoplasma liegen. Außer diesen vier Schleifen liefern die beiden Kerne für die karyokinetische Figur keinen weiteren Bestandteil. Die ganze achromatische Teilungsfigur nimmt

---

1) Die gegenteilige Angabe van Beneden's beruht darauf, daß dieser Forscher beim Studium der Eireifung die zwei durch verschiedenen Chromatingehalt charakterisierten Eiarten des Pferdespulwurms vor sich gehabt und nicht unterschieden hat.

ihren Ursprung in der Zellsubstanz. Parallel mit den Umwandlungsphasen der Kerne gehen Veränderungen im Protoplasma einher, die schließlich zu dem bekannten Bild der achromatischen Kernspindel mit den beiden Polsonnen führen. An den bisher besprochenen Abbildungen sind dieselben nicht dargestellt, weil sie an den Alkohol-Essigsäure-Präparaten [1]), nach denen diese Figuren gezeichnet sind, nur sehr wenig hervortreten. Diese Veränderungen sollen nun im Zusammenhang geschildert werden, und zwar nach Präparaten, die in Pikrin-Essigsäure gehärtet sind, welche Konservierungsmethode mir in dieser Hinsicht die besten Resultate geliefert hat.

In den Arbeiten von Nussbaum (2), van Beneden (3) und Zacharias (9), in denen die Teilung des Eies von Ascaris megalocephala behandelt wird, ist über die Entstehung der ersten Spindel nichts enthalten. Selbst van Beneden, der in seinem großen Werke die karyokinetischen Vorgänge bis ins kleinste Detail verfolgt, hat die achromatische Teilungsfigur erst nach ihrer völligen Ausbildung, d. h. nachdem die vier chromatischen Elemente bereits zur Aquatorialplatte vereinigt sind, wahrgenommen.

In dem Referat eines von mir am 3. Mai 1887 in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München gehaltenen Vortrags (10) ist zum ersten Mal beschrieben, wie von der Ausbildung der beiden Geschlechtskerne an kontinuierliche Umwandlungen in der Zellsubstanz zur Bildung zweier körniger, mit je einem zentralen Körperchen ausgestatteter Kugeln führen, die schließlich durch das Zusammentreten mit den chromatischen Elementen die karyokinetische Figur erzeugen.

Kurz nachdem dieses Schriftchen verschickt worden war (zwischen dem 6. und 12. August), erschien im Moniteur Belge vom 20. August ein kurzer Bericht über „Nouvelles recherches sur la fécondation et la division karyokinétique“, welche von E. van Beneden und A. Neyt (11) am 7. August der Kgl. belgischen Akademie vorgelegt worden waren. Eine ausführlichere Darstellung dieser Untersuchungen (14) gelangte am 20. Oktober in meine Hände. Die Resultate, zu denen die beiden genannten Forscher hinsichtlich der Entstehung der Teilungsfigur gelangen, stimmen mit den von mir an dem oben genannten Ort beschriebenen Befunden in den Hauptpunkten überein.

Die Konstitution der Zellsubstanz des Ascariden-Eies ist eine

1) 1 Teil Eisessig auf 100 Teile Alk. abs.

sehr komplizierte, und ich kann nicht behaupten, daß ich imstande gewesen wäre, dieselbe vollkommen zu analysieren. Was vor allem eine richtige Vorstellung erschwert, das sind die außerordentlich wechselnden Bilder, die man mit verschiedenen Reagentien, ja mit einem und demselben Reagens erhält. Seitdem ich diesen Verhältnissen eine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden begonnen habe, war es mir nicht möglich, auch nur einen lebenden Spulwurm zu erhalten, an dessen Eiern ich speziell hierauf gerichtete Konservierungsversuche hätte anstellen können. Ich beschränke mich daher auf die ganz allgemeine Angabe, daß nach den verschiedenen Präparaten, die ich gesehen habe, die Zellsubstanz aus einer homogenen Grundsubstanz gebildet wird, in der sich ein feinfädiges bald eng-, bald weitmaschiges Gerüst ausbreitet. Zwischen diesem Fadenwerk sind in die Grundmasse größere und kleinere Dotterkörper, sehr kleine regellos zerstreute Körnchen und eine spezifische, je nach dem Entwicklungszustand des Eies körnige oder fädige Substanz eingelagert.

Was ich im Folgenden mitteile, bezieht sich fast ausschließlich auf diese letztere Substanz. Die übrigen Bestandteile der Zelle nehmen, wie es scheint, an dem Teilungsvorgang keinen aktiven Anteil, sondern werden bei der Durchschnürung der Zellsubstanz ihrer Lage entsprechend einfach auf die Tochterzellen verteilt. Ich schließe dies daraus, daß ich den verschiedenartigen Habitus, welchen die mit Reagentien behandelte Zellsubstanz darbieten kann, in allen Entwicklungsstadien des Eies und der beiden ersten Furchungskugeln in gleicher Weise nachweisen konnte.

In meinem oben citierten Vortrag (10) habe ich jene Substanz der Zelle, welche im Moment der Teilung die achromatische Kernspindel mit den beiden Polstrahlungen darstellt, „Protoplasma im engeren Sinn", d. h. in der Beschränkung, welche Kupffer diesem Worte gegeben hat, genannt. Allein ich habe mir nachträglich klar gemacht, daß diese Bezeichnung aus zwei Gründen eine ungeeignete ist. Einmal muß ich mich den Ausführungen Flemming's [1]) anschließen, daß der Gebrauch des Wortes Protoplasma gegenwärtig ein so verschiedenartiger und demgemäß dieser Begriff ein so verschwommener ist, daß sich eine Beschränkung desselben auf einen einzelnen Zellenbestandteil kaum mehr durchführen läßt und zunächst jedenfalls nur Unklarheit und Verwirrung zur Folge haben muß. Sodann — und dies ist der gewichtigere

1) Flemming, Hauptwerk, p. 77 ff.

Grund — ist die Substanz, um die es sich hier handelt, mit dem Protoplasma KUPFFER's nicht identisch. Denn es besteht im Ascaridenei neben und unabhängig von derselben das oben bereits erwähnte und in Fig. 10 und 11 gezeichnete Retikulum, das höchst wahrscheinlich dem in anderen Zellen erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich von jener Substanz nicht nur durch seine Thätigkeit in der Zelle, sondern auch durch sein Verhalten gegen Reagentien ganz scharf unterscheidet. Damit ist aber zugleich der von FLEMMING für KUPFFER's „Protoplasma" eingeführte Name: „Filarmasse" und HANSTEIN-STRASBURGER's Bezeichnung: „Hyaloplasma", ebenso wie die LEYDIG'sche Benennung: „Spongioplasma" ausgeschlossen. Es ist möglich, daß diese vier Benennungen den Zellbestandteil, von dem hier die Rede sein soll, mit umfassen; allein wenn dies auch der Fall sein sollte, so bezeichnen sie doch jedenfalls mehr und daneben Teile von ganz verschiedenem Wert. Es ergiebt sich also das Bedürfnis nach einem neuen Namen, und so schlage ich gleich hier, um in der Folge alle Umschreibungen vermeiden zu können, den Ausdruck „Archoplasma" vor, eine Bezeichnung, die bequem ist und zugleich durch ihre Ableitung von ἄρχων die Rolle, welche das zu beschreibende Plasma in der Zelle spielt, einigermaßen andeutet.

Der Nachweis, daß das Archoplasma eine von den übrigen Zellbestandteilen verschiedene Substanz ist, läßt sich durch eine Reaktion derselben auf die Pikrin-Essigsäure führen. Wirkt diese Säuremischung in bestimmter Weise auf das Ei von Ascaris megalocephala ein, so verquellen alle Bestandteile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vakuolisierten, durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und des Archoplasmas sich erhält.

So klar und beweisend diese Reaktion aber auch ist, so hat dieselbe doch den großen Mangel, daß sich ihr Eintreten nicht willkürlich hervorrufen läßt. Denn die Reaktion ist nicht oder wenigstens nicht ausschließlich in einer Eigenschaft der Konservierungsflüssigkeit begründet, sondern wesentlich bedingt durch den Widerstand, den die Eihüllen dem Eindringen des Reagens entgegensetzen, und zwar kommt hier ganz besonders die innere Perivitellinschicht in Betracht. Während die Pikrin-Essigsäure in der von mir gebrauchten Zusammensetzung alle Eier, die diese innere Hülle noch nicht gebildet haben, ziemlich gleichartig konserviert, liefert sie von Eiern nach Ausscheidung dieser Substanz sehr verschiedene Bilder. Einzelne Präparate bewahren nahezu

das Aussehen lebender Eier, andere zeigen sehr deutlich das in die Grundsubstanz eingebettete Fadenwerk, bei anderen ist nur die Archoplasmastruktur erhalten. Eine Vergleichung der Fig. 38, Taf. II, und 51, Taf. III, vermag eine Vorstellung zu geben, wie sehr zwei Eier des gleichen Muttertieres, die sich auf dem nämlichen Stadium befinden und die bis zur Glycerineinbettung miteinander genau den gleichen Prozeduren unterworfen worden sind, in ihrem Aussehen differieren können. Die Unterschiede lassen sich kaum anders erklären als dadurch, daß die Konzentration des Reagens, wenn dasselbe mit den einzelnen Eiern in Berührung kommt, eine sehr verschiedene ist, wobei vielleicht auch das Mischungsverhältnis der beiden Säuren von dem ursprünglichen mehr oder weniger abweicht. Experimentelle Untersuchungen in dieser Richtung konnte ich aus Mangel an Material bis jetzt leider nicht anstellen. Nach den Untersuchungen von van Beneden und Neyt (14) scheint es, daß die Essigsäure, und zwar eine sehr starke Essigsäure, das Eintreten der Reaktion bedingt. Die genannten Autoren haben die Eier, an denen sie die Entstehung der karyokinetischen Figur erforscht haben, mit Eisessig oder mit einer Mischung von Eisessig und absolutem Alkohol zu gleichen Teilen fixiert. An diesen Präparaten scheinen, nach den Zeichnungen zu urteilen, alle Bestandteile der Zellsubstanz, mit Ausnahme des Archoplasmas, zu einer homogenen, durchsichtigen Masse verquollen zu sein, gerade wie an einem Teil meiner Pikrin-Essigsäurepräparate. Geht man also darauf aus, an anderen Zellen die gleiche Isolation des Archoplasmas zu erzeugen, so wird wohl eine sehr konzentrierte Essigsäure die meisten Aussichten auf Erfolg bieten.

Man wird aus dem Gesagten den Eindruck gewinnen, daß die Präparate, auf die hier eine neue Struktur der Zelle gegründet werden soll, schlecht konserviert sind, und wenn gut konserviert so viel heißt wie: möglichst dem lebenden Zustand entsprechend, so ist der Erhaltungszustand der in Frage kommenden Eier in der That ein schlechter. Denn viele Strukturen, die im lebenden Zustand und bei anderer Behandlungsweise konstatiert werden können, sind an diesen Eiern, welche das Archoplasma in seiner Reinheit darstellen, fast vollkommen zerstört. Es müssen hier also ohne Zweifel tiefgreifende Veränderungen in der Zellsubstanz vor sich gegangen sein, und so ist der Verdacht naheliegend, daß die zu beschreibenden Strukturen, wenn auch einer realen Grundlage nicht entbehrend, so doch mehr oder weniger artifizielle seien. Daß

dies nicht der Fall ist, mag gleich hier auseinandergesetzt werden. Zunächst liefern die in Frage kommenden Eier an sich selbst den deutlichsten Beweis, daß die schlechte Konservierung oder völlige Auflösung einzelner Zellbestandteile nicht für alle übrigen Strukturen einen mangelhaften Erhaltungszustand zur Folge haben muß. Denn die Kerne dieser Eier sind, wenn auch nicht so vorzüglich wie die an meinem Alkohol-Essigsäurematerial, so doch immerhin gut konserviert und lassen, wie ein Blick auf die Fig. 26—36 (Taf. II) lehrt, die Chromatinmetamorphose in allen ihren Phasen deutlich verfolgen. Es muß also auch für die in der Zellsubstanz sichtbaren Strukturen wenigstens die Möglichkeit guter Konservierung unbedingt zugegeben werden. Weiterhin lassen sich die Archoplasmastrukturen der einzelnen Eier zu einem kontinuierlichen Entwicklungsgang aneinanderreihen, der den übrigen Veränderungen des sich teilenden Eies, besonders den Schicksalen der chromatischen Kernsubstanz, streng parallel läuft, so daß eine Serie von Eiern, welche die allmähliche Ausbildung der Geschlechtskerne und ihre Umbildung zur Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel Schritt für Schritt verfolgen läßt, zugleich in kontinuierlicher Folge die Umwandlungen der achromatischen Strukturen enthält. Übrigens ist ja eine Phase in den gesetzmäßig kreisenden Zuständen des Archoplasmas nichts anderes als die achromatische Kernspindel mit den beiden Polsonnen, deren Realität im lebenden Zustand niemand bezweifelt. Endlich lassen sich, ganz abgesehen von diesem allgemein bekannten Bild, zwar nicht alle, aber doch manche Entwicklungsformen des Archoplasmas — jene nämlich, wo diese Substanz zu einem scharf begrenzten Körper kontrahiert ist — an allen Eiern, sie mögen konserviert sein, wie sie wollen, mehr oder weniger deutlich erkennen, und selbst an lebenden Eiern habe ich die zwei Kugeln, als welche das Archoplasma kurz vor der Teilung sich darstellt, mit Sicherheit konstatieren können. Diese Thatsachen berechtigen uns zu dem Schluß, daß die Pikrin-Essigsäure, wenn sie auch alle übrigen Strukturen der Zellsubstanz zerstört, doch das Archoplasma unverändert bestehen läßt, und daß wir demnach den auf diese Weise erhaltenen Präparaten, die uns diese Substanz weitaus am klarsten und als einen spezifischen Zellbestandteil erkennen lassen, so weit vertrauen dürfen, um die daran sichtbaren Strukturen wenigstens in der Hauptsache dem lebenden Zustand gleichsetzen zu können.

Vor der Ausbildung der zweiten Perivitellinschicht war an keinem meiner Eier jene oben beschriebene Verquellung der Zell-

substanz, welcher das Archoplasma allein Widerstand leistet, eingetreten, und somit an diesen Präparaten kein direkter Anhaltspunkt gegeben, um diese Substanz von den anderen Zellbestandteilen unterscheiden zu können. Erst nach der Ausscheidung der zweiten Perivitellinhülle, also zwischen der Abtrennung des ersten und zweiten Richtungskörpers, kann die Reaktion eintreten. Auf diesem Stadium nun finden wir das Archoplasma als einen dichten kugeligen Hof um das im Centrum des Eies gelegene Spermatozoon (Fig. 10 und 11, Taf. I, Fig. 26, Taf. II). Es stellt sich an den beweisenden Präparaten als eine beträchtliche Ansammlung einer gleichmäßig körnigen Substanz dar, die nach außen ziemlich scharf abgegrenzt ist, während die übrige Zellsubstanz vollkommen homogen erscheint. Dieser Hof verdichteter Substanz um das Spermatozoon ist auch an den mit anderen Reagentien fixierten Eiern mit Leichtigkeit nachzuweisen; an vielen Zeichnungen in van Beneden's Abhandlung (3) Taf. XVII, XVIII, XVIII[bis]) und manchen Abbildungen Carnoy's (4), z. B. in Fig. 87 (Taf. IV), ist derselbe deutlich zu erkennen, und nachdem wir einmal wissen, daß er einer spezifischen Substanz der Zelle seine Existenz verdankt, läßt sich deren Vorhandensein auch in jenen früheren Stadien der Eireifung, wo die Pikrin-Essigsäure eine Isolierung noch nicht bewirkt, mit Sicherheit konstatieren. Schon während der Bildung des ersten Richtungskörpers finden wir das Archoplasma, wenn auch weniger verdichtet und nach außen allmählich sich verlierend, um das Spermatozoon angehäuft; noch früher dagegen läßt sich seine Existenz nicht nachweisen, womit dieselbe jedoch durchaus nicht in Abrede gestellt werden darf. Die optischen Eigenschaften dieser Substanz sind eben so wenig charakteristisch, daß dieselbe unter den anderen Strukturen der Zelle nur in dichter Häufung hervortreten kann.

Beachtenswert ist die Lagebeziehung, welche das Archoplasma während der Reifungsperiode des Eies bis zur Abtrennung des zweiten Richtungskörpers zum Spermatozoon aufweist. Wenn dieselbe nach meinen Präparaten auch darin ihre Erklärung finden kann, daß beide unabhängig voneinander eine zentrale Lage im Ei einzunehmen bestrebt sind, so kann doch die Anhäufung des Archoplasmas um den Samenkörper als Zentrum auch durch Attraktion des letzteren auf jene Substanz bedingt sein. Diese zweite Erklärung erscheint sogar als die einzig mögliche nach einer Zeichnung van Beneden's (Taf. XVIII, Fig. 6) und einer solchen Carnoy's (Taf. IV, Fig. 85), wo das Spermatozoon im Ei stark

exzentrisch liegt, gleichwohl aber den Mittelpunkt der Archoplasmakugel einnimmt. Ein solcher Einfluß des Spermatozoons oder eines Bestandteils desselben auf die Zellsubstanz des Eies erinnert an die Strahlung, welche der Spermakopf in anderen Eiern um sich erzeugt, und ich werde unten zu zeigen versuchen, daß zwischen beiden Erscheinungen höchst wahrscheinlich eine fundamentale Übereinstimmung besteht.

Nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt worden ist und die männlichen und weiblichen Chromatinelemente Kernbläschen um sich zu erzeugen beginnen, verliert das Spermatozoon die Beziehung, in der es bisher zu der Archoplasmakugel gestanden hat, sehr rasch. Wir haben oben gesehen, daß dasselbe um diese Zeit das Zentrum des Eies stets verläßt und mehr oder weniger weit gegen die Oberfläche emporsteigt. Bei dieser Wanderung nimmt es den Archoplasmahof nicht mit sich, sondern verläßt auch diesen. Man kann von einem Ei zum andern verfolgen, wie es der Oberfläche der Kugel immer näher rückt, bis es derselben schließlich nur äußerlich noch anliegt (Fig. 27 und 28 Taf. II).

Von diesem Moment an bis zu jenem Stadium, wo in den beiden Geschlechtskernen die ersten Anfänge der Knäuelbildung sich nachweisen lassen, liefern Eier, die die gleiche Phase der Kernmetamorphose repräsentieren, von der Anordnung des Archoplasmas sehr verschiedene Bilder. Ich habe Präparate mit allen Stadien der Kernausbildung gesehen, in denen die körnige Kugel, die wir während der Eireifung konstatieren konnten, ungefähr in der Mitte des Eies in gleicher Weise fortbesteht, nur mit dem Unterschied, daß sie das Spermatozoon nicht mehr in sich birgt. Solche Bilder sind in Fig. 27—29 wiedergegeben. In Fig. 27 sehen wir die beiden Geschlechtskerne noch auf einem sehr frühen Stadium: die chromatischen Elemente haben eben erst begonnen, Fortsätze zur Bildung des Kerngerüsts auszutreiben; in Fig. 29a haben die Kerne ihre definitive Größe annähernd erreicht und sind einander bis zur Berührung genähert; die chromatische Substanz ist in Form eines gleichmäßigen Retikulums an der Membran ausgebreitet. Fig. 29b stellt das gleiche Ei um etwa 90° gegen a gedreht dar. In den drei gezeichneten Eiern hat das Archoplasma seine frühere Form und Lage nahezu bewahrt und ist gegen die übrige Zellsubstanz scharf abgegrenzt.

In dem Ei, nach dem die Fig. 29 gezeichnet ist, konnte ich annähernd im Zentrum der Archoplasmakugel, dicht benachbart und, wie mir schien, durch ein feines Fädchen verbunden, zwei

matte Körperchen erkennen, die sich durch ihre Größe von den anderen Körnern deutlich unterscheiden. In a sind beide sichtbar, in b wird das eine vom andern verdeckt. Irgend ein besonderes Charakteristikum dieser Gebilde oder ihrer nächsten Umgebung, wie wir es später für die „Zentralkörperchen" des Archoplasmas konstatieren können, ließ sich in diesem Ei nicht nachweisen, und ich lasse deshalb die Möglichkeit offen, daß die beiden Körperchen als rein zufällige Strukturen völlig bedeutungslos sind. In den Eiern der Fig. 27 und 28 konnte ich solche zentrale Körperchen nicht auffinden.

An das Ei der Fig. 29 schließt sich das in Fig. 33 gezeichnete an, dessen Kerne in den Anfängen der Knäuelphase sich befinden. Bevor wir jedoch dieses Präparat näher ins Auge fassen, mögen jene anderen in meinem Material weit zahlreicher vertretenen Eier betrachtet werden, in denen, von dem Moment an, wo das Spermatozoon gegen die Eioberfläche emporsteigt, das Verhalten des Archoplasmas von dem soeben beschriebenen sehr wesentlich abweicht. Während diese Substanz bis zu dem genannten Zeitpunkt ein gleichmäßig dichtes Gefüge besitzt und so einen relativ kompakten Körper darstellt, der in den bisher besprochenen Eiern auch in der Folge unverändert fortbesteht, breitet sie sich in der großen Mehrzahl meiner Präparate zur Zeit der Entstehung von Ei- und Spermakern in dem ganzen Eikörper aus. Diese Expansion des Archoplasmas ist eine derartige, daß man dasselbe an jenen Präparaten, in denen auch die anderen Zellstrukturen sich erhalten haben, gar nicht mehr nachweisen kann. Es macht mir den Eindruck, als bewege sich die körnige Substanz bei dieser Wanderung gegen die Peripherie an dem Gerüstwerk der Zellsubstanz entlang; wenigstens erscheint dieses Gerüst, welches vorher aus feinen homogenen Fädchen bestand, jetzt viel dickbalkiger und granuliert, und in jenen Eiern, in denen das Retikulum zerstört ist, zeigen die körnigen Züge, welche das Archoplasma repräsentieren, einen entsprechend netzartigen Verlauf. Dieses Stadium gleichmäßiger Verteilung des Archoplasmas im ganzen Eikörper ist in Fig. 30 dargestellt. Von langer Dauer ist dieser Zustand nicht. Schon in dem Ei der Fig. 31, wo die beiden Kerne nur wenig an Größe zugenommen haben, sehen wir die körnige Substanz wieder in Kontraktion gegen die Eimitte hin begriffen. Dieser Prozeß ist in meinem Vortrag (10) gemeint, wo es heißt: „Schon zur Zeit der Ausbildung von Ei- und Spermakern zieht sich das körnig-retikulierte Protoplasma (im engeren

Sinn) gegen das Zentrum des Eies zurück, zunächst noch vielfach von Vakuolen durchsetzt und gegen das Deutoplasma ohne scharfe Begrenzung.“ Ich hatte damals die Identität dieser Substanz mit dem Hof, der während der Eireifung um das Spermatozoon sich findet, und die Kontinuität zwischen beiden noch nicht erkannt, und die oben besprochenen Präparate, wo diese kugelige Anhäufung bis zur vollen Ausbildung der Geschlechtskerne unverändert fortbesteht, waren mir noch nicht aufgefallen.

In Fig. 32 sehen wir den Retraktionsprozeß weiter fortgeschritten. Das Ei dieser Figur entspricht hinsichtlich der Kernausbildung dem in Fig. 29 gezeichneten. Das Archoplasma ist in der Peripherie noch sehr unregelmäßig vakuolisiert, in der Mitte dagegen besteht in nicht unbeträchtlicher Ausdehnung bereits eine dichtere Anhäufung, und in dieser findet sich, von einem hellen Hof umgeben und durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen vor der Umgebung ausgezeichnet, ein kleines kugeliges Körperchen, das ich mit van Beneden und Neyt als „Zentralkörperchen“ oder als „Centrosoma“ bezeichne.

Eier etwas späterer Stadien, in denen das chromatische Gerüst der Kerne in den Knäuel sich umzuwandeln beginnt, zeigen das Archoplasma wieder annähernd zur kompakten Kugel kontrahiert und sind demnach von jenen anderen Eiern, die diese Form gar nicht aufgegeben haben, auf diesem Entwicklungsstadium nicht mehr zu unterscheiden, wie denn überhaupt von jetzt an alle meine Präparate gleichalteriger Eier genau die gleiche Anordnung des Archoplasmas erkennen lassen. In Eiern, deren Kerne einen feinfädigen Knäuel enthalten, konnte ich an Stelle des einen Zentralkörperchens deren zwei beobachten, mit den nämlichen Charakteren, die wir von jenem kennen gelernt haben. Das Präparat, in dem ich sie am nächsten benachbart fand, ist in Fig. 33 dargestellt. Zwischen beiden Körperchen schien mir in dem Archoplasma eine von Körnchen freie lichtere Verbindungsstraße hinzuziehen, die für eine Entstehung der beiden Centrosomen aus einem einzigen spräche. Es kann dies jedoch eine rein zufällige Struktur sein, die nur durch die beiderseitige Begrenzung als etwas Besonderes hervortritt. Ich betone dies, weil ich gerade beim Studium dieser Verhältnisse mich überzeugt habe, wie außerordentlich leicht man, wenn es sich um so feine Strukturen handelt, in ein Präparat das Gewünschte oder Erwartete hineinsieht. Es muß also nach meinen bisherigen Beobachtungen, wenn auch sehr wahrscheinlich, so doch unentschieden bleiben, ob die beiden Centrosomen aus

dem einen durch Teilung entstehen, ja ich möchte nicht einmal mit voller Bestimmtheit behaupten, daß vorher nur ein einziges vorhanden war; das andere könnte mir trotz sorgfältigster Beobachtung doch möglicherweise entgangen sein. Ein Blick auf die bisher beschriebenen Abbildungen läßt den mit derartigen Untersuchungen vertrauten Forscher wohl ermessen, wie sehr die Analyse der Archoplasmastruktur durch die beiden Geschlechtskerne, denen diese Substanz stets dicht angeschmiegt ist, erschwert wird; und doch sind die gezeichneten Präparate unter einer sehr großen Anzahl als besonders günstige ausgewählt. Andere Eier kann man nach allen Richtungen drehen, ohne ein klares Bild des Archoplasmas zu erhalten. Die kleinen Centrosomen können unter so ungünstigen Umständen leicht übersehen werden, um so mehr, als es ja doch nur ihre Umgebung, d. h. der helle Hof, der sie von der granulierten Substanz trennt, ist, wodurch sie als etwas Spezifisches hervortreten. Darf man annehmen, daß dieser Hof in noch früheren Stadien, als es das durch Fig. 32 repräsentierte ist, fehlt, so können die Centrosomen, bez. ein solches Körperchen schon lange vorhanden sein, ohne daß der Nachweis desselben möglich wäre.

Haben wir uns bis jetzt nicht nur hinsichtlich der Herkunft der beiden Zentralkörperchen, sondern auch wegen der verschiedenen Bilder, welche gleichalterige Eier von der Anordnung des Archoplasmas geben, auf einem etwas unsicheren Boden bewegt, so können wir von jetzt an die Schicksale dieser Substanz und ihrer Zentren mit voller Klarheit verfolgen.

Diese weiteren Umbildungen lassen sich mit kurzen Worten dahin zusammenfassen, daß sich die beiden Centrosomen immer mehr voneinander entfernen, wobei das Archoplasma, in gleicher Richtung sich streckend, zuerst Ei-, dann Hantelform annimmt und sich schließlich zu zwei gleich großen Kugeln, jede mit einem Centrosoma im Mittelpunkt, durchschnürt. Dieser Prozeß ist in Fig. 33—38 dargestellt. In der oben besprochenen Fig. 33, wo die beiden Centrosomen sehr nahe beieinander liegen, besitzt das Archoplasma noch ungefähr Kugelgestalt. Die nächste Figur (34), deren Kerne bereits einen gut ausgebildeten Knäuel erkennen lassen, zeigt den Abstand zwischen den beiden Körperchen gewachsen; das Archoplasma hat, von den kleinen Unregelmäßigkeiten seiner Oberfläche abgesehen, die Gestalt eines langgestreckten Ellipsoids angenommen, dessen Achse mit der Verbindungslinie der beiden Centrosomen zusammenfällt. Denkt man sich senkrecht zu dieser

Geraden in der Mitte zwischen den beiden Körperchen eine Ebene gelegt, so teilt diese das Archoplasma in zwei gleich große Hälften. In Fig. 35, deren Kerne bereits zwei getrennte, aber noch ziemlich lange Chromatinfäden enthalten, ist die Entfernung zwischen den beiden Zentralkörperchen abermals größer geworden und um jedes derselben als Zentrum ist die Hälfte der körnigen Substanz zu einer Kugel abgerundet, die mit der anderen Hälfte noch in großer Ausdehnung zusammenhängt. Indem der Abstand der beiden Centrosomen noch mehr zunimmt, wird diese Verbindungs- oder Berührungsstelle allmählich immer kleiner (Fig. 36), bis schließlich die beiden Kugeln vollkommen auseinanderweichen, und eine nach und nach breiter werdende Schicht homogener Zellsubstanz sich zwischen dieselben einschiebt (Fig. 37 und 38). Mit der Trennung der beiden Archoplasmakugeln geht die Auflösung der Geschlechtskerne parallel; in Fig. 37 ist ein heller Hof um jedes der beiden Schleifenpaare als letzte Spur des Kernbläschens noch zu erkennen, in Fig. 38 sehen wir die vier Elemente direkt in die Zellsubstanz eingebettet.

Bemerkenswert ist die Veränderung, welche die beiden Centrosomen während der letzten Stadien erlitten haben. Schon in dem Ei der Fig. 36 sind dieselben stark aufgequollen, haben dabei an Lichtbrechungsvermögen beträchtlich verloren und lassen nun in ihrem Zentrum noch ein kleines dichteres Korn entdecken. Die gleiche Anordnung zeigen die beiden folgenden Figuren; nur haben hier die beiden Körperchen noch mehr an Größe zugenommen. Ihre Begrenzung gegen den hellen Hof, der sie von dem umgebenden Archoplasma trennt, ist in manchen Präparaten sehr schwer nachzuweisen, wogegen sie sich in anderen mit voller Sicherheit feststellen läßt.

Die Lagebeziehungen zwischen Archoplasma und Centrosomen, die wir im Vorstehenden in verschiedenen Stadien kennen gelernt haben, involvieren einen dynamischen Zusammenhang zwischen beiderlei Bildungen, der sich ganz allgemein etwa folgendermaßen formulieren läßt: Das Centrosoma übt auf das in der Zelle enthaltene Archoplasma eine Attraktion aus derart, daß es, um sich selbst als Zentrum, diese Substanz zu einer dichten körnigen Kugel kontrahiert.

Nach diesem Satz ist die Teilung der ursprünglich einheitlichen Archoplasmamasse in zwei Kugeln die einfache Folge des Vorhandenseins und Auseinanderrückens zweier gleich stark

wirkender Centrosomen. Wären drei solche Körperchen vorhanden, so müßte sich das Archoplasma in drei Kugeln spalten. Solange die beiden Centrosomen einander dicht benachbart sind, fallen ihre Wirkungssphären zum größten Teil zusammen und bedingen im Archoplasma nur eine geringe Abweichung von der Kugelgestalt. Je mehr sie sich voneinander entfernen, um so kleiner wird der gemeinsame Bereich der beiden Sphären, um so schärfer die Einschnürung des Archoplasmas zur Bildung zweier kugeliger Hälften, bis diese sich endlich vollkommen voneinander loslösen.

Der obige Satz, den wir aus diesem Entwickelungsgang gewonnen haben, gestattet uns zugleich einen Rückschluß auf frühere Zustände. Wenn wir sehen, daß die Existenz zweier Archoplasmakugeln dadurch bedingt ist, daß zwei körperliche Zentren vorhanden sind, welche jene Substanz beherrschen, so dürfen wir mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß das Bestehen einer einzigen Archoplasmakugel in der Zelle die Folge eines einzigen solchen Zentrums ist. Wenn wir also während der Reifungsperiode des Eies und in manchen Präparaten bis zur vollen Ausbildung der beiden Geschlechtskerne (Fig. 26—29) nur eine Kugel jener körnigen Substanz konstatieren konnten, so dürfen wir in dieser, auch ohne daß uns der optische Nachweis sicher gelungen ist, mit großer Wahrscheinlichkeit ein einheitliches Zentralkörperchen annehmen. Unter dieser Voraussetzung könnten die ersten Stadien der in diesem Abschnitt dargelegten Entwickelung des Archoplasmas folgende Interpretation finden: Da diese Substanz während der Eireifung als Kugel um das Spermatozoon zusammengezogen ist, so muß in diesem Körper ein Centrosoma vorhanden sein. Da das Samenkörperchen nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers die Archoplasmakugel verläßt, ohne daß diese, wenigstens in manchen Eiern, zu bestehen aufhört, so folgt daraus, daß dieses Centrosoma sich von dem Spermatozoon trennt, selbst seine Lage beibehält, während jenes aus der Kugel ausgestoßen wird. Die späteren zwei Zentralkörperchen aber wären, wie oben schon vermutet, aus diesem einen durch Teilung entstanden. Mit kurzen Worten: die Verhältnisse, die wir in den einzelnen Stadien kennen gelernt haben, machen es wahrscheinlich, daß das Spermatozoon ein Centrosoma ins Ei einführt und daß dieses durch Teilung in zwei zerfällt. Da diese zwei Körperchen, wie wir später sehen werden, die Furchung veranlassen, so wäre damit die Abhängigkeit der Teilungsfähigkeit des Ascarideneies von der Anwesenheit des Spermatozoons erklärt.

Zum Schluß haben wir uns noch mit der Frage zu beschäftigen, ob zwischen dem Archoplasma und seinen Zentralkörperchen einerseits und den beiden Geschlechtskernen andererseits Beziehungen irgend welcher Art sich ermitteln lassen. Eine Prüfung dieser Frage an meinen Präparaten führt mit voller Sicherheit zu dem Ergebnis, daß bis zu dem Punkt, an dem wir Halt gemacht haben, d. h. bis zur Auflösung der Kerne, weder irgend ein morphologischer Zusammenhang, noch die geringste Spur einer Gesetzmäßigkeit der gegenseitigen Lage zwischen den Kernen und den beschriebenen Strukturen der Zellsubstanz besteht. Nachdem die Archoplasmakugel das Spermatozoon ausgestoßen hat, und solange dieselbe entweder in gleicher Form fortbesteht oder den oben beschriebenen Expansions- und Retraktionsprozeß durchmacht, ist eine bestimmte Beziehung derselben zu den Kernen nach den Erfahrungen, die wir im vorigen Abschnitt über der letzteren äußerst wechselnde Lage im Ei gemacht haben, von vornherein ausgeschlossen. Die Archoplasmaansammlung liegt im allgemeinen möglichst im Zentrum des Eies, die Kerne sind ihr in der Regel, besonders in späteren Stadien, enge angeschmiegt (Fig. 29), können aber auch, wie der Eikern in Fig. 28, einen beträchtlichen Abstand von derselben innehalten. Sie liegen bald auf entgegengesetzten Seiten der Kugel (Fig. 27), bald einander dicht benachbart (Fig. 29). Wenn zwei Kugeln entstanden sind, oder schon während deren Bildung, wäre eine dreifache Beziehung derselben zu den Kernen denkbar:

1. Die eine Kugel könnte dem Eikern, die andere dem Spermakern angelagert sein. Wenn diese Anordnung auch in der That in manchen Präparaten sich beobachten läßt (Fig. 36), so lehren doch andere Eier, daß dieselbe eine durchaus zufällige und bedeutungslose ist. So sehen wir z. B. in Fig. 48 (Taf. III) beide Kugeln mit dem einen Kern in Kontakt, während der andere gar keine Berührung mit dem Archoplasma unterhält, in Fig. 49 finden wir umgekehrt die eine Tochterkugel beiden Kernen angeschmiegt, während die andere ringsum von homogener Zellsubstanz umgeben ist.

2. Die Verbindungslinie der beiden Centrosomen könnte zur Verbindungslinie der beiden Kernmittelpunkte eine bestimmte Stellung einnehmen. Eine Vergleichung der einzelnen Präparate schließt auch diese Annahme aus. Die beiden genannten Geraden können annähernd zusammenfallen (Fig. 50, Taf. III), sie können einander parallel laufen (Fig. 36) oder sich unter einem beliebigen Winkel kreuzen

(Fig. 35). Sind im letzteren Falle beide so orientiert, daß sie auf der optischen Achse des Mikroskops senkrecht stehen, so können sie sich, auf eine Ebene projiziert gedacht, — um nur die extremsten Fälle zu nennen — gegenseitig halbieren oder auch vollkommen auseinanderfallen.

3. Auf den vorgerückteren Stadien könnten die beiden Schleifen eines jeden Kernes in bestimmter Weise zu den Kugeln oder deren Zentren orientiert sein. Auch eine derartige Beziehung hat nicht statt, wie im Grunde schon aus der im vorigen Abschnitt betonten vollkommenen Regellosigkeit in der gegenseitigen Anordnung der aus jedem Kern hervorgehenden Elemente sich ergiebt.

Es bliebe also nach meinen Präparaten nur noch das zeitliche Zusammentreffen bestimmter Phasen der Kernmetamorphose mit den einzelnen Stadien der Archoplasmaumwandlung übrig, worauf man, nach dem Satze: cum hoc, ergo propter hoc, eine dynamische Beziehung zwischen beiden Vorgängen gründen könnte. Allein wenn es schon schwer einzusehen wäre, wie die Teilung eines Organs der Zellsubstanz die Umwandlung des chromatischen Kernretikulums in zwei Fäden zur Folge haben könne, und umgekehrt, so werden wir überdies sofort durch eine Vergleichung meiner Befunde mit denen von van Beneden und Neyt erfahren, daß nicht einmal diese zeitlichen Beziehungen immer die gleichen sind.

Der früheste Zustand, den die beiden genannten Forscher (14) von der Entwickelung des Archoplasmas abbilden und überhaupt wahrgenommen haben, ist der in meiner Fig. 35 dargestellte, wo diese Substanz in Form zweier einander berührender Kugeln (sphères attractives), jede mit ihrem Zentralkörperchen, vorliegt. Allein die Folgerung, die man nach meiner Schilderung und meinen Abbildungen hieraus ziehen könnte: daß van Beneden und Neyt die Existenz des Archoplasmas erst während der Knäuelphase der Kerne konstatiert hätten, trifft nicht zu. Vielmehr konnten die beiden Autoren die Form der sich berührenden Kugeln bereits in Eiern nachweisen, die hinsichlich ihrer Kernentwickelung meiner Fig. 28, vielleicht sogar der Fig. 27 entsprechen, auf einem Stadium also, wo in meinen Präparaten noch eine einfache Kugel besteht oder das Archoplasma mehr oder weniger gleichmäßig im ganzen Eikörper ausgebreitet ist. Aus diesen sehr beträchtlichen Differenzen ergiebt sich, daß die Umbildungsphasen dieser Substanz durchaus nicht stets mit den gleichen Stadien der Kernmetamorphose verbunden zu sein brauchen.

Die Entstehung der beiden Kugeln haben van Beneden und Neyt nicht ermitteln können. Die genetische Beziehung derselben zu der kugeligen Körnchenanhäufung, die während der Eireifung um das Spermatozoon besteht, ist ihnen entgangen. Der Satz: „Les deux sphères apparaissent simultanément“ (pag. 57) läßt sich ja auch nach meinen Präparaten insofern vertreten, als irgend zwei Stücke, die durch Teilung eines einzigen entstehen, „gleichzeitig auftreten“. Dem Nachsatz dagegen: „Si parfois on croit n'en voir qu'une, cela dépend de la position des deux organes relativement à l'observateur“ muß ich mit Bestimmtheit widersprechen. Daß in einem gewissen Stadium, mag dies nun früher oder später sein, eine einzige Kugel vorhanden ist, daran kann nach meinen Befunden (Fig. 27—29) kein Zweifel bestehen. Die Annahme eines Beobachtungsfehlers kann angesichts der Fig. 29 a, b nicht aufrecht erhalten werden. Diese zwei Ansichten des gleichen Eies, um etwa 90° gegeneinander verschoben, schließen den Verdacht, daß zwei einander deckende Kugeln vorhanden wären, absolut aus.

van Beneden und Neyt neigen zu der Ansicht (pag. 60), daß die beiden Archoplasmakugeln aus der zweiten Richtungsspindel sich ableiten, und stützen sich dabei auf gewisse Bilder, wo dieselben in der Nachbarschaft des entstehenden Eikerns sich finden. Ein solches Präparat ist in ihrer Fig. 1 (Taf. I) dargestellt. Ich kann nach meinen Resultaten diese Beziehung zum Eikern nur für eine rein zufällige und ganz bedeutungslose halten. Ich habe viel Mühe darauf verwandt, zu ermitteln, was aus dem achromatischen Anteil der zweiten Richtungsfigur wird, und kann nur sagen, daß derselbe vollständig verschwindet. Schon zur Zeit, wo der zweite Richtungskörper noch nicht abgetrennt ist und die beiden Tochterplatten an den Enden der faserigen Figur liegen, muß, dem Volumen dieses Körpers nach zu urteilen, von der ursprünglichen Substanz der Spindel ein großer Teil aufgelöst sein. Die Verbindungsfasern selbst verschwinden nach der Abtrennung des Richtungskörpers allmählich, ohne eine sichtbare Spur zu hinterlassen. Es ist möglich, daß die achromatische Substanz der Richtungsfigur in Körner zerfällt, welche der zentralen Archoplasmaansammlung sich anschließen und sich so an der Bildung der beiden Kugeln beteiligen. Die Resistenz der Spindelstruktur gegen die Pikrin-Essigsäure bei deren oben auseinandergesetzter charakteristischer Einwirkung läßt wenigstens die Annahme zu, daß diese Figur aus Archoplasma besteht.

Einen direkten Übergang derselben in die beiden Kugeln halte ich dagegen für vollkommen ausgeschlossen.

Es läßt sich leicht verstehen, von welchen Gesichtspunkten van Beneden und Neyt geleitet werden, wenn sie sich für eine Ableitung der Archoplasmakugeln aus der zweiten Richtungsfigur aussprechen. Wir werden unten erfahren, daß in den beiden primären Furchungszellen auf einem gewissen Stadium genau die gleiche Anordnung des Archoplasmas zu zwei Kugeln besteht, die wir im Ei kennen gelernt haben. Dort läßt sich nun mit voller Klarheit verfolgen, wie diese zwei Organe aus den achromatischen Bestandteilen der ersten Furchungsspindel hervorgehen, indem das Polkörperchen (Centrosoma) durch Teilung die beiden Zentralkörperchen liefert, während die Spindelfasern und Polradien die körnige Archoplasmastruktur, von der sie nur eine Modifikation darstellen, annehmen und sich zu zwei Kugeln um jene Zentren gruppieren. Es ist also gewiß das Nächstliegende, für die vollkommen gleiche Struktur der Mutterzelle auch die gleiche Entstehungsweise vorauszusetzen und somit die beiden Kugeln, die sich im Ei erkennen lassen, gleichfalls aus der vorhergehenden karyokinetischen Figur, d. i. eben aus der zweiten Richtungsspindel abzuleiten.

Allein wir stehen hier vor der auffallenden Thatsache, daß die beiden auf einander folgenden Teilungsfiguren des Eies: zweite Richtungsspindel und erste Furchungsspindel, hinsichtlich der Konstitution und Entstehung ihrer achromatischen Bestandteile ganz heterogene Dinge sind, die sich einander durchaus nicht gleichsetzen lassen. Um nur die wesentlichsten Unterschiede anzuführen, so besitzt die Furchungsspindel zwei deutlich erkennbare spezifische Polkörperchen, von denen einerseits die Spindelfasern, andererseits die Polfäden radienartig ausstrahlen; die Figur geht nicht aus Bestandteilen des Kerns hervor, sondern baut sich aus zwei getrennten Körpern der Zellsubstanz, den Archoplasmakugeln, auf. Die zweite Richtungsspindel und in gleicher Weise die erste zeigen einen völlig anderen Bau und eine andere Entstehung. Die Spindel endigt jederseits nicht in spezifischen Kügelchen, den Polkörperchen, sondern meist mit breiten Platten, die nur als eine etwas differente Rindenschicht des faserigen achromatischen Körpers zu betrachten sind. Eine Protoplasmastrahlung, wie sie sonst von den karyokinetischen Figuren bekannt ist, fehlt vollkommen. Die Spindel bildet sich aus einem einfachen körnig-retikulierten Körper, der das Keimbläschen ausfüllt und in den die chromatischen Ele-

mente von Anfang an eingebettet sind. Es läßt sich also vorderhand gar nicht absehen, inwieweit die achromatischen Bestandteile beider Figuren einander gleichwertig sind. Umgekehrt aber kann man mit voller Bestimmtheit behaupten, daß die im Ei verbleibenden Reste der zweiten Richtungsspindel unmöglich in gleicher Weise an der Bildung der ersten Furchungsspindel beteiligt sein können, wie die Hälften der letzteren an dem Aufbau der beiden folgenden Teilungsfiguren.

Über die gegenseitige Lage zwischen den Kernen und den beiden Kugeln sind van Beneden und Neyt zu Resultaten gelangt, die zum Teil von den meinigen abweichen. Während die beiden Forscher in den frühen Stadien eine große Variabilität in dieser Beziehung zugeben, konstatieren sie zur Zeit, wo in jedem Kern ein dicker Chromatinfaden vorhanden ist, eine ganz bestimmte Lagerung der Kugeln zu den Kernen (pag. 57). Die letzteren sind einander bis zur Berührung genähert, und die beiden miteinander verbundenen Archoplasmakugeln schmiegen sich in den Winkel zwischen den Kernen hinein, derart, daß die Verbindungslinie ihrer Zentralkörperchen auf der Verbindungslinie der Kernmittelpunkte senkrecht steht. Daß diese Anordnung, wenn sie auch gewiß als die zweckmäßigste Vorbereitung zur Bildung der Spindel bezeichnet werden muß, nicht konstant ist, lehrt ein Blick auf meine Abbildungen. Damit werden zugleich die Betrachtungen hinfällig, welche van Beneden und Neyt (pag. 58, 59), auf jenes Verhalten sich beziehend, über die Symmetrieverhältnisse des Eies entwickeln.

Indem ich eine Besprechung der feineren Struktur der Archoplasmakugeln auf den nächsten Abschnitt verschiebe, führe ich hier noch die Angaben der belgischen Forscher über die Centrosomen an. Jedes dieser Körperchen soll aus einem Häufchen sehr kleiner Körner bestehen und von einem hellen Hof umgeben sein, den die beiden Autoren als Markschicht (zone médullaire) von der körnigen Rindenschicht der Kugel (zone corticale) unterscheiden. Die Markschicht wird von spärlichen radialen Fädchen durchzogen, die sich an das Zentralkörperchen ansetzen. Von der Quellung dieser letzteren, die ich während der Knäuelphase beobachten konnte, wird nichts berichtet. Ob das Körperchen, welches z. B. in Fig. 5 (Taf. I) das Zentrum der Kugel einnimmt, dem ganzen aufgequollenen Centrosoma meiner Fig. 38 entspricht oder nur dem centralen Korn desselben, lasse ich dahingestellt sein. Von den radialen Fädchen, die bei van Beneden und Neyt

unmittelbar von dem Zentralkörperchen ausgehen, ist an meinen Präparaten nichts zu sehen.

V. Die Entstehung und Teilung der ersten Furchungsspindel.

In den beiden vorigen Abschnitten haben wir einerseits die Metamorphose der beiden Geschlechtskerne von deren Entstehung bis zur Auflösung, andererseits die Umbildungen des Archoplasmas während der gleichen Periode betrachtet und wir konnten die beiderlei Bildungen vollkommen getrennt besprechen, da dieselben, wie wir im letzten Abschnitt gesehen haben, jede ihren eigenen Weg gehend, einander vollständig ignorieren. Dieser Mangel jeglicher Beziehung zwischen beiden Organen dauert jedoch nur bis zu dem Punkt, an dem wir das Ei in seiner Entwickelung verlassen haben; von hier an sind die Schicksale von Archoplasma und Chromatin aufs engste miteinander verbunden, Strukturveränderungen des einen, Bewegungen des anderen erscheinen im Verhältnis von Ursache und Wirkung und werden erst durch diese Verknüpfung verständlich.

Rufen wir uns den Zustand des Eies, bis zu dem wir die Entwickelung in den vorhergehenden Abschnitten verfolgt haben, noch einmal zurück, so finden wir das Archoplasma zu zwei vollkommen getrennten Kugeln, jede mit ihrem Centrosoma im Mittelpunkt, auseinandergerückt. In der Regel sind beide sehr nahe gegen die Eioberfläche emporgestiegen und liegen hier etwa um 70—90° voneinander entfernt. Doch ist diese oberflächliche Lage nicht konstant. Die vier Kernschleifen sind direkt in die Zellsubstanz eingebettet. Männliches und weibliches Schleifenpaar lassen sich fast stets deutlich auseinanderhalten; nur wenn die Kerne vor der Auflösung sehr dicht aneinandergeschmiegt waren, ist diese Scheidung erschwert oder ganz unmöglich. Die Lage der zwei Elemente eines Paares zueinander, die gegenseitige Lage beider Paare, der Ort, den dieselben im Ei einnehmen und ihre Stellung zu den Archoplasmakugeln: alle diese Beziehungen sind in hohem Maße variabel und ohne eine Spur von Gesetzmäßigkeit.

Die Initiative bei den nun folgenden Erscheinungen geht von den beiden Kugeln aus. Während wir bis zu dem erreichten Zeitpunkt die chromatische Substanz in selbständiger aktiver Be-

wegung fanden, indem kompakte, stäbchenförmige Körper sich rhizopodenartig in ein Retikulum umwandelten und dieses sich wieder in solide Körper kontrahierte, das Archoplasma dagegen nur durch die Ortsveränderung seiner Attraktionszentren in seinen Bewegungen beeinflußt schien, tritt jetzt das umgekehrte Verhalten ein: die kontrahierten chromatischen Elemente werden fortan nur passiv bewegt, und das Archoplasma tritt unter beträchtlicher Veränderung seiner Struktur in Thätigkeit.

Die ersten Anzeichen, daß die beiden Kugeln aktiv werden, geben sich darin zu erkennen, daß die einzelnen Körner einer jeden, die sich bisher in keiner besonderen Weise gruppieren ließen, nun eine deutlich radiäre Anordnung um ihr Centrosoma gewinnen. Diese strahlige Struktur ist in Fig. 39 zu erkennen. Analysiert man dieselbe näher, so ist es auffallend, daß die Körnchen oder Mikrosomen, aus denen sich die Radien zusammensetzen, in der Peripherie der Kugel kaum weniger dicht gelagert sind als in der Umgebung des Zentralkörperchens, daß also, wenn man sich durch die Figur eine Anzahl konzentrischer Kreise gelegt denkt, auf jeden solchen Kreis um so mehr Körner treffen, je größer derselbe ist. Dieses Verhalten ist selbstverständlich mit einer mathematisch radiären Anordnung nicht zu vereinigen, und so zeigt sich auch in der That, daß einzelne Radien, dem Zentrum bald näher, bald entfernter, sich unter sehr spitzem Winkel in zwei Äste spalten, die nun unter Umständen ihrerseits im weiteren Verlauf gleichfalls eine solche Verdoppelung erfahren können. Auch van Beneden und Neyt (14) haben diese Struktur erkannt, nur beschränken sie die Spaltung der Radien auf zwei bestimmte Kreise (pag. 53), was ich nicht bestätigen kann.

Zugleich mit dem Auftreten der strahligen Gruppierung der Mikrosomen verschwindet die frühere scharfe, wenn auch unregelmäßige Begrenzung der Kugel nach außen, indem einzelne Radien mehr oder weniger weit über den ursprünglichen Umfang hinausragen (Fig. 39); diese frei in der Zellsubstanz verlaufenden Strahlen erscheinen nun deutlich als Fädchen.

Die hiermit eingeleitete Ausbreitung der beiden Radiensysteme über den früheren Bereich der Kugeln hinaus, von der die Fig. 39 die ersten Anfänge erkennen läßt, sehen wir in den folgenden Figuren viel stärker ausgebildet. Rings um das Centrosoma besteht, wie früher, die radiäre Körnchenstruktur, in der Peripherie gehen diese körnigen Strahlen, bald näher, bald weiter vom Zentrum entfernt, in feine Fädchen von verschiedener Länge und

Stärke über. Auf diese Weise läßt die ganze um ein Centrosoma angeordnete Strahlenfigur zwei oft ziemlich scharf geschiedene Abschnitte unterscheiden: einen zentralen, ungefähr kugeligen, wie früher körnigen und, an diesen sich ansetzend, einen fädigen von sehr ungleicher Entwicklung. Man könnte glauben, es hätten sich unter der Einwirkung der beiden Zentren radiäre Fädchen aus der Zellsubstanz differenziert und seien an die ursprüngliche Archoplasmakugel gleichsam angeschossen. Allein es läßt sich mit Sicherheit der Nachweis führen, daß die Fäden nichts anderes sind als die umgewandelte Rindenschicht der früheren Kugel. In erster Linie ist es die Struktur der fädigen Radien, welche diese Art ihrer Entstehung wahrscheinlich macht. Die noch kurzen Fädchen der Fig. 39 zeigen sich von Strecke zu Strecke deutlich zu Körnchen ganz von der Art der Archoplasmamikrosomen angeschwollen. Verfolgt man einen solchen Faden zentralwärts, so ist die Grenze unmöglich anzugeben, wo er in den körnigen Radius der kompakten Kugel übergeht. Die beiden Abschnitte des Strahles sind höchstens dadurch voneinander zu unterscheiden, daß die Körnchen des peripheren Teiles kleiner sind und weiter voneinander abstehen als die des zentralen. Die gleiche Struktur lassen die kürzeren Radien der folgenden Figuren erkennen. Je länger ein Fädchen ist, um so schwächer treten im allgemeinen die Anschwellungen hervor und um so weiter sind sie voneinander entfernt; an den längsten Radien sind sie gar nicht mehr zu erkennen, das Fädchen erscheint vollkommen homogen und von gleichmäßiger Stärke. Weiterhin ist die von den radialen Fädchen umgebene Körnchenkugel kleiner als die ursprüngliche Archoplasmamasse und ihr Umfang tritt gegen jenen um so mehr zurück, je stärker das fädige Radiensystem entwickelt und je weiter dasselbe in der Zelle ausgebreitet ist (Fig. 39—44). Endlich tritt die im vorigen Satz ausgesprochene Korrelation zwischen der Mächtigkeit der körnigen und fädigen Radienabschnitte aufs deutlichste darin hervor, daß in jenem Kugelsektor, der die längsten und stärksten Fädchen in dichtester Häufung enthält (in der Richtung gegen die chromatischen Elemente), der körnige Abschnitt der Radien am stärksten reduziert ist (Fig. 40—43), ja schließlich so vollkommen, daß die Fädchen in diesem Bereich sich zentralwärts bis gegen den Hof, der das Centrosoma umgiebt, verfolgen lassen (Fig. 44 a).

Nach diesen Thatsachen haben wir uns von der Entwicklung der fädigen Strahlen etwa folgendes Bild zu entwerfen. Die in

radialer Richtung aufeinanderfolgenden Mikrosomen der ursprünglichen Kugel treten miteinander durch feine Fibrillen in Verbindung, wodurch ein kontinuierlicher Faden entsteht, an dem jetzt die Körnchen als Anschwellungen imponieren. Die Verlängerung des Fadens geschieht dadurch, daß zuerst die peripher gelegenen Mikrosomen sich weiter voneinander entfernen, wobei der zwischen ihnen gelegene Fadenabschnitt an Länge entsprechend gewinnt, während die Körner selbst, auf deren Kosten dieses Wachstum sich vollzieht, immer mehr an Volumen abnehmen und schließlich vollkommen in den gleichmäßig starken Faden aufgehen. Je weiter ein Radius in die Zellsubstanz hinausreicht, um so mehr Mikrosomen werden zu seiner Bildung in Mitleidenschaft gezogen, ja selbst die zentralsten Körner können, wie wir gesehen haben, die fädige Metamorphose erfahren. Diese Umwandlung rosenkranzartiger Fäden in homogene dadurch, daß die Anschwellungen sich gleichmäßig über die Länge des Fadens ausbreiten, hat zum erstenmal van Beneden in seinem großen Werk über das Ascaridenei erkannt (Structure du protoplasme cellulaire, pag. 356).

Es wäre möglich, daß schon in der ruhenden Archoplasmakugel die benachbarten Mikrosomen durch Fibrillen miteinander verbunden sind und so nur die verdickten Knotenpunkte eines feinen Balkenwerks darstellen, welche Struktur van Beneden dem ganzen „Protoplasma" zuschreibt und welche er in der mit Neyt gemeinsamen Arbeit auch für die „sphères attractives" anzunehmen scheint. Nachweisbar ist jedoch ein solcher Zusammenhang an meinen Präparaten nicht, und ich glaube, daß die Entscheidung dieser Frage mit den gegenwärtigen optischen Hilfsmitteln überhaupt kaum möglich sein dürfte. Bei der dichten Häufung der Körnchen in der relativ kompakten Kugel wird der optische Schnitt, den man ins Auge faßt, durch die darüber und darunter gelegenen Elemente so stark beeinflußt, daß eine Analyse des zwischen den Mikrosomen gelegenen Raumes nicht auszuführen ist. Selbst nachdem die radiale Gruppierung der Körnchen deutlich hervortritt, ist in dem zentralen, kompakten Teil des Strahlensystems eine Verbindung der Körnchen durch Fibrillen mehr zu erraten als klar zu erkennen. Ich neige mich vorderhand zu der Ansicht, daß die einzelnen Archoplasmamikrosomen selbständige Gebilde, nicht Knotenpunkte eines einheitlichen Gerüstwerks sind, und daß dieselben erst zur Zeit der radiären Ausbreitung des Archoplasmas in der Zelle eine Verbindung miteinander eingehen, ohne dabei ihre Selbständigkeit aufzugeben.

Während der geschilderten Umwandlungen treten die beiden Archoplasmasysteme und die vier chromatischen Elemente des Eies miteinander in Beziehung und nehmen schließlich jene regelmäßige gegenseitige Gruppierung an, die das allgemein bekannte Bild der „Kernspindel" hervorruft. Diese durch das Zusammentreten der chromatischen und achromatischen Teile erzeugte einheitliche Figur hat in dem in Fig. 44 abgebildeten Ei ihre definitive Ausbildung erlangt. Die chromatischen Elemente sind zur Äquatorialplatte, dem „Aster" Flemming's, vereint, die Centrosomen der beiden Kugeln stellen die „Polkörperchen" der Spindel dar, die gegen die chromatischen Elemente ziehenden Archoplasmaradien bilden mit denen der anderen Seite die „Spindelfasern", die übrigen Strahlen endlich, welche von den beiden Kugeln ausgehen, repräsentieren die „Polsonnen".

Diese Anordnung, die wir in den Fig. 40—44 allmählich sich ausbilden sehen, ist die Folge der gleichartigen Wirksamkeit der beiden Archoplasmakugeln. Jeder dieser beiden Körper tritt durch einen Teil seiner nach allen Richtungen ausstrahlenden Fädchen mit jedem chromatischen Element in Verbindung und sucht dasselbe durch Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen möglichst nahe an sich heranzuziehen. Indem die beiden Kugeln diese Thätigkeit in gleicher Weise und mit gleicher Stärke ausüben, werden die vier Elemente so zwischen dieselben eingelagert, daß jede Schleife von beiden Centrosomen gleich weit absteht, d. h. sie werden zu einer ungefähr kreisrunden Platte vereint, die in ihrem Zentrum von der Verbindungslinie der beiden Centrosomen geschnitten wird und die auf dieser Geraden in der Mitte zwischen den beiden Zentralkörperchen senkrecht steht.

Den hiermit in den Hauptzügen skizzierten Prozeß der „Spindelbildung" wollen wir nun in den Einzelheiten seiner allmählichen Entwicklung verfolgen. Ehe wir aber die kombinierte Wirkung der beiden Archoplasmakugeln auf die chromatischen Elemente ins Auge fassen, ist es lehrreich, jene seltenen, fast als abnorm zu bezeichnenden Fälle zu betrachten, wo zunächst eine Kugel allein mit allen oder mit einem Teil der vier Schleifen in Verbindung tritt. In Eiern nämlich, in denen die eine Kugel allen vier Chromatinelementen oder dem einen Paar derselben von Anfang an sehr nahe liegt, während die andere von diesen Körpern, bez. diesem einen Paare weit absteht, kann die näher gelegene Kugel die ganze Wirkung, die sie allein auf die Elemente auszuüben vermag, ungestört zu Ende führen, bevor die entferntere

ihre| Thätigkeit zu entfalten imstande ist. Eier, welche diese Bedingungen erfüllen, haben wir in Fig. 49 und 50 (Taf. III) kennen gelernt; aus ähnlichen Lageverhältnissen müssen die eigentümlichen karyokinetischen Bilder der Fig. 62 und 63 entstanden sein, die man als „Monasteren" bezeichnen kann. Die erstere dieser beiden Figuren, in der wir mit jeder Kugel zwei Schleifen verbunden sehen, entspricht als Folgestadium ungefähr der Fig. 50, während die letztere, wo alle vier Schleifen (eine davon, welche von der mittleren verdeckt wird, ist nicht gezeichnet) um die eine Kugel gruppiert sind, sich an Fig. 49 anschließt. Obgleich beide Figuren die Beziehungen zwischen den Schleifen und den Kugeln nicht in der Ausbildung, sondern in einer, wenn auch einseitigen, Vollendung zeigen, geben sie uns doch über die Wirkungsweise des Archoplasmas fast vollkommen Aufschluß.

Betrachten wir zuerst die Fig. 62, so sehen wir die beiden Kugeln in der oben beschriebenen Weise strahlig metamorphosiert und über einen beträchtlichen Bereich der Zelle ausgedehnt. Nach der verschiedenen Ausbildung der radialen Fädchen lassen sich in beiden Körpern zwei scharf gegeneinander abgesetzte Bezirke unterscheiden. Im weitaus größeren Teil jeder Kugel beobachten wir eine mäßige und ziemlich ungleichmäßige Entwicklung der Radien, derart, daß viele über den ursprünglichen Umfang der Kugel nur sehr wenig hinausragen und in ganzer Ausdehnung mit körnigen Anschwellungen ausgestattet sind, während dazwischen feinere homogene Fädchen von verschiedener Länge, bald isoliert, bald zu Bündeln vereint, weiter in die Zellsubstanz vorgedrungen sind. Ganz anders verhält sich jener kleine Kugelausschnitt, dessen Radien gegen die chromatischen Elemente sich richten. Hier sehen wir eine Gruppe gleich langer und gleich starker Fibrillen, welche sich bis an die Schleifen und nicht darüber hinaus verfolgen lassen, und in deren Bildung fast alle im gleichen Bereich gelegenen Mikrosomen eingegangen sind, so daß sich nur noch im Umkreis des Zentralkörperchens eine oder zwei Reihen derselben nachweisen lassen. Die beiden chromatischen Elemente, die zu jeder Kugel gehören, haben zu derselben eine ganz bestimmte Lagerung angenommen: sie sind mit allen ihren Abschnitten von dem Centrosoma gleich weit entfernt, und die Fläche, die durch diese Lage bestimmt ist, d. h. die alle Teile der beiden Kernfäden enthält, ist demnach eine Kugelschale, welche das Zentralkörperchen zum Mittelpunkt hat. Der Radius dieser Kugel ist etwa einundeinhalbmal so groß als der des früheren kom-

pakten Archoplasmakörpers. Daß in der Zeichnung die einzelnen Fadenabschnitte, besonders an der oberen Kugel, verschieden weit von dem Centrosoma abstehen, ist durch die Projektion der in verschiedener Höhe gelegenen Teile auf die Ebene des Papiers bedingt und also nur scheinbar.

Wir haben am Ende des zweiten Abschnitts erfahren, daß die chromatischen Elemente nach Auflösung der Kerne die Form von kurzen Bändern annehmen, welche, von der schmalen Seite gesehen, an den Enden keulenartig angeschwollen sind. Zwischen dieser Gestalt uud der Lagerung der Elemente zu den Centrosomen besteht eine ganz bestimmte Beziehung, derart, daß in jedem Abschnitt des Elements der Breitendurchmesser zu der Kugel radial, der Dickendurchmesser also tangential gerichtet ist. Diese Anordnung ist aus Fig. 62 deutlich zu ersehen. Die Archoplasmafibrillen, die gegen die Elemente hinziehen, setzen sich an die dem Centrosoma zugekehrte Schmalseite derselben fest. Die in a gegebene Ansicht des Eies gestattet diese Verbindung mit Sicherheit nachzuweisen. Verfolgt man ein Fädchen gegen die Peripherie, so geht es ohne Abgrenzung in das chromatische Band über, und sehr häufig ist diese Ansatzstelle dadurch markiert, daß sich das Chromatin eine kleine Strecke weit auf die Fibrille fortsetzt, wodurch das Element im Farbenbild auf der dem Centrosoma zugekehrten Seite einen gezähnelten Kontur erhält. Da die Elemente, wie aus Fig. 62 b zu erkennen ist, in der Fläche der oben charakterisierten Kugelschale sehr stark gekrümmt und geschlängelt sind, so muß man, um die einzelnen Abschnitte derselben bei der in a abgebildeten Ansicht des Eies, wo diese Krümmungen durch die Schattierung einigermaßen kenntlich sind, wahrzunehmen, bald höher, bald tiefer einstellen.

Verfolgt man in dieser Weise den Verlauf eines Elements vom einen Ende zum andern, so sind nur in dem Bereich, in welchem die Schleife deutlich ist, auch deutliche Fasern sichtbar, ein Verhalten, das in der Zeichnung dadurch angedeutet ist, daß die den höher gelegenen und dunkler schattierten Teilen der Schleife entsprechenden Fibrillen gleichfalls einen dunkleren Ton erhalten haben. Ein Querschnitt durch die gegen die chromatischen Elemente gerichteten Archoplasmastrahlen wiederholt also in verkleinertem Maßstabe alle Biegungen der Schleifen, und so läßt sich die Gesamtheit dieser Fädchen einem Jabot vergleichen, das an dem Centrosoma befestigt ist und dessen Saum von dem Chromatinband gebildet wird.

Die Verhältnisse, die wir in dem besprochenen Ei an beiden Archoplasmakugeln kennen gelernt haben, finden wir in dem Ei der Fig. 63 in gleicher Weise an einer Kugel. Wie dort mit jedem Radiensystem zwei chromatische Elemente in Verbindung stehen, so sind hier alle vier an das eine angeheftet. Wie in jenem Ei sind die Schleifen in einer Kugelfläche angeordnet, die das Centrosoma zum Mittelpunkt hat, sie kehren, wie dort, diesem Körperchen ihre schmale Seite zu und sind mit dieser Seite an spezifisch ausgebildete Archoplasmaradien befestigt. Die einzige Besonderheit gegenüber der Fig. 62 liegt darin, daß eines von den vier Kernelementen auch mit der anderen Kugel verbunden ist. Diese zeigt nach allen Richtungen indifferent entwickelte Radien; nur an einer Stelle entspringen einige stärkere Fädchen, welche gegen das zunächst gelegene Element hinziehen und an dessen Enden sich ansetzen. Einen Einfluß scheinen sie, nach der Lage dieser Schleife zu schließen, kaum noch auf dieselbe ausgeübt zu haben.

Die beiden beschriebenen Eier geben uns über die Wirkungsweise des Archoplasmas bereits sehr wesentliche Aufschlüsse. Erstlich entnehmen wir aus denselben, daß die beiden Kugeln auf die chromatischen Elemente eine Attraktion ausüben, indem sie dieselben aus ihrer ganz unregelmäßigen Lagerung bis auf gewisse Entfernung an sich heranziehen, so daß alle Abschnitte eines jeden Elements von dem Centrosoma gleich weit abstehen. Des weiteren lassen uns die Figuren erkennen, daß diese Attraktion nicht auf einer Fernwirkung beruhen kann. Denn sonst müßte bei der gleichartigen Wirkung der zwei Kugeln die Anordnung der Schleifen von beiden beeinflußt sein, und wäre eine Anlagerung derselben an die eine in einer so vollkommenen Weise, wie wenn die andere gar nicht existierte, nicht möglich. Da nun die wirkende Kugel mit den um sie gruppierten Schleifen durch Fädchen in Verbindung steht, während eine solche Beziehung dieser Elemente zu der anderen Kugel fehlt oder (Fig. 63) erst in der Ausbildung begriffen ist, so dürfen wir annehmen, daß es diese sich anheftenden Fibrillen sind, welche die Attraktion bewirkt haben.

Wie die geschilderten Eier sich voraussichtlich weiter entwickeln, d. h. wie dieselben zur „Kernspindel" gelangen, darauf werde ich unten noch einmal zurückkommen und wende mich nun, nachdem wir im Vorstehenden die Einwirkung des Archoplasmas auf die Kernelemente unter sehr einfachen und durchsichtigen Bedingungen kennen gelernt haben, zu Eiern, welche uns die gewöhnliche Entstehung der karyokinetischen Figur in einer Reihe

aufeinanderfolgender Stadien demonstrieren. Eine Serie solcher Eier ist in den Fig. 40—44 dargestellt. Dieselben sind so ausgewählt, daß die gegenseitigen Lagebeziehungen der zu betrachtenden Teile in den einzelnen Eiern sich möglichst aneinander anschließen, und daß jede Figur der fertigen Spindel um einen Schritt näher steht als die vorhergehende. Die Orientierung ist stets eine solche, daß die beiden Centrosomen bei einer und derselben Einstellung sichtbar sind, und diese Ebene ist der Zeichnung der Archoplasmastruktur im allgemeinen zu Grunde gelegt. Da nun die chromatischen Elemente nur zum geringsten Teil oder gar nicht dieser Ebene angehören, die Darstellung ihrer Verbindung mit den Archoplasmafibrillen aber gerade das Wesentliche an den Figuren ist, so ist in dieser Hinsicht die Zeichnung ohne alle Rücksicht auf irgend einen bestimmten optischen Schnitt ausgeführt, vielmehr sind alle Elemente und alle Fibrillen, welche sich an die Elemente ansetzen, gezeichnet, gleichviel, ob dieselben bei einer und derselben Einstellung in ihrem ganzen Verlauf überblickt werden können oder nicht. War es im letzteren Fall zweifelhaft, ob ein Fädchen wirklich an eine Schleife herantrete, so wurde das Ei so lange gedreht, bis sich das Vorhandensein oder Fehlen der Verbindung zweifellos feststellen ließ. Zwei weitere Bilder der Spindelentstehung sind in den Fig. 56 und 57 auf Tafel III wiedergegeben.

Was wir aus den genannten Figuren gegenüber den oben besprochenen in erster Linie Neues erfahren, das ist die Thatsache, daß die Verbindung der chromatischen Elemente mit den Fibrillen nicht erst auftritt, nachdem die Elemente bereits eine bestimmte Lagebeziehung zu den Kugeln gewonnen haben, sondern schon zu einer Zeit, wo sich ein richtender Einfluß des Archoplasmas auf die Schleifen kaum bemerkbar macht (Fig. 56, Taf. III). Damit erhält die Vermutung, die wir oben schon mit ziemlicher Bestimmtheit aussprechen konnten: daß diese Fädchen es sind, welche die Attraktion der chromatischen Elemente gegen die Centrosomen hin bewirken, eine sichere Grundlage. Das früheste Bild, das ich von der Ausbildung dieser Verbindung beobachtet habe, d. h. dasjenige, wo die Zahl der an die Elemente herantretenden Fädchen die geringste ist, ist in Fig. 56 (Taf. III) wiedergegeben. Die chromatischen Elemente sind deutlich zu zwei Paaren gruppiert, von denen wir wohl das eine als männlich, das andere als weiblich ansprechen dürfen. Drei Schleifen stehen bereits mit beiden Kugeln in Beziehung, eine davon nur mit der einen. Die Verbin-

dung wird durch eine spärliche Zahl von Fädchen vermittelt, zwischen der links unten gelegenen Schleife und dem oberen Pol nur durch ein einziges. Eine Prädilektionsstelle für den Ansatz der ersten Fibrillen scheint der mittlere Abschnitt der Elemente und, wenn ein deutlich ausgeprägter Schleifenwinkel vorhanden ist, dieser zu sein. Nur jenes eine Fädchen, welches die obere Kugel mit dem links unten gelegenen Element verbindet, tritt an das Ende der Schleife heran. Die Fixationsstelle für die Fibrillen ist, wie wir oben schon erfahren haben, die Schmalseite des bandförmigen Chromatinkörpers. Alle Fädchen der einen Kugel setzen sich ausschließlich an die eine dieser beiden Seiten an, alle Fibrillen der anderen ebenso ausschließlich an die andere. Dieses Verhalten, welches für die Mechanik der Teilung von der größten Bedeutung ist, werden wir an weiter ausgebildeten Figuren noch überzeugender feststellen können.

Es ist schwer zu sagen, ob die Schleifen der Fig. 56 in ihrer Stellung bereits von den Kugeln beeinflußt worden sind; nur für das rechts oben gelegene Element, das bloß mit dem oberen Pol, und zwar durch zahlreichere Fädchen, verbunden ist, läßt sich mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß es diesem Pol sich genähert hat.

Eine viel reichere Ausbildung von Fibrillen sehen wir in Fig. 40 (Taf. II), obgleich auch hier die Elemente noch sehr weit von ihrer definitiven Anordnung entfernt sind. Trotz der auf den ersten Blick ganz unregelmäßig erscheinenden Gruppierung kann es doch nicht zweifelhaft sein, daß die vier Elemente schon in einer von den beiden Archoplasmakugeln bewirkten Bewegung begriffen sind. Denn ihre Stellung zu diesen Körpern im Zusammenhalt mit der Richtung der sich anheftenden Fädchen läßt eine entschiedene Gesetzmäßigkeit nicht verkennen. Drei Schleifen stehen bereits mit beiden Kugeln in Verbindung, eine, die unterste, nur mit der einen. Bei jenen dreien finden wir die schon in der vorigen Figur beobachtete Eigentümlichkeit sehr ausgeprägt, daß die Fibrillen fast ausschließlich an den Schleifenwinkel herantreten. Die erwähnte Gesetzmäßigkeit in der Anordnung dieser drei Elemente zu den beiden Polen spricht sich darin aus, daß 1) von allen Abschnitten einer jeden Schleife derjenige, an den die Archoplasmafädchen festgeheftet sind — der Schleifenwinkel — beiden Centrosomen am nächsten steht, und daß 2) die Richtung des gekrümmten Elements, durch eine gerade Linie dar-

gestellt gedacht, den Winkel, den die beiden an dieses Element herantretenden Fibrillenbündel miteinander bilden, annähernd halbiert. Diese zwei Momente sind geeignet, die letzten Zweifel über die Einwirkung der Fädchen auf die Chromatinkörper zu beseitigen und, nach dem, was wir über die Beziehungen der Kernelemente zu den Archoplasmakörpern bereits wissen, mit voller Evidenz darzuthun, daß die Kontraktion der mit den Schleifen verbundenen Fibrillen es sein muß, wodurch dieselben an die Kugeln herangezogen werden. Denn nur unter dieser Voraussetzung wird das Vorausgehen desjenigen Punktes bei der Bewegung, an den die Fibrillen herantreten, verständlich, und das ungefähre Zusammenfallen der Gesamtrichtung des Elements mit der Halbierungslinie des von den Fädchenbündeln gebildeten Winkels erklärt sich als notwendige Folge einer Fortbewegung in der Resultante des wirkenden Kräftepaares.

Im auffallendsten Gegensatz zu der Richtung der betrachteten drei Schleifen steht die der vierten, untersten, deren Schenkel, ziemlich zu einer Geraden gestreckt, die der drei anderen nahezu senkrecht kreuzen. Diese abweichende Stellung wird dadurch verständlich, daß das Element nur mit der einen Kugel, und zwar fast in seiner ganzen Ausdehnung, verbunden ist. Das Verhältnis dieser Schleife zu dem Archoplasmakörper ist daher als Vorstufe zu jener oben (Fig. 62, 63) in fertiger Ausbildung beschriebenen einseitigen Beziehung zwischen Archoplasma und Kernfäden zu betrachten und schließt sich in der That an die dort konstatierte Anordnung eng an. Wir sehen die Tendenz der Schleife, mit allen ihren Abschnitten der Kugel gleich nahe zu kommen, wir finden, daß dieselbe dem Centrosoma ihre schmale Seite zukehrt und daß alle Fibrillen an diese Seite sich festsetzen. So veranschaulicht die beschriebene Figur sowohl die einseitige als auch die kombinierte Einwirkung der beiden Kugeln auf die chromatischen Elemente und demonstriert aufs klarste, wie dieser Einfluß durch die Vermittelung der mit den Schleifen verbundenen Fädchen zustande kommt.

Es wäre zwecklos, in gleich detaillierter Weise auch die folgenden Figuren zu besprechen, auch deshalb, weil dieselben, aus anderen Lagerungsverhältnissen hervorgegangen, eine direkte Anknüpfung an die geschilderten Verhältnisse doch nicht gestatten. Ich beschränke mich daher zunächst auf eine allgemeine Angabe der allmählichen Fortschritte, welche diese Figuren bis zur Erreichung der fertigen Spindel erkennen lassen, um dann von hier

aus, nachdem wir alle Faktoren, welche bei der Erzeugung der karyokinetischen Figur in Frage kommen, kennen gelernt haben, ein allgemeines Bild der Spindelentstehung zu entwerfen, bei welcher Gelegenheit einzelne Verhältnisse der in Rede stehenden Figuren zur Sprache kommen werden.

Eine Vergleichung der Fig. 41—43 mit der beschriebenen Fig. 40 läßt erkennen, daß die vier Schleifen allmählich immer mehr zwischen die beiden Kugeln hineinrücken, und daß jedes Element mehr und mehr einen gleichmäßigen Abstand von beiden Centrosomen gewinnt; ferner zeigen sie, wie, im Zusammenhang mit diesen zwei Momenten, die an die Chromatinkörper herantretenden Fibrillen im allgemeinen kürzer werden, und wie die an entsprechende Punkte der gleichen Schleife festgehefteten Fädchen einander an Länge immer mehr gleichkommen. Das hierin sich aussprechende Streben nach einer regelmäßigen Gruppierung der einzelnen Teile hat in Fig. 44 sein Ziel erreicht: hier haben wir die fertige Spindel vor uns. Die vier chromatischen Elemente sind, wie van Beneden in seiner ersten Abhandlung beschrieben hat, in einer Ebene angeordnet, welche auf der Verbindungslinie der beiden Centrosomen in deren Mitte senkrecht steht; jeder Abschnitt einer jeden Schleife ist also von den beiden Körperchen gleich weit entfernt. Diese Lagerung der Elemente in der Aquatorialebene der Spindel ist so äußerst regelmäßig, daß man bei Profilansicht der fertigen Spindel von der Gesamtheit der vier Schleifen den Eindruck eines die Verbindungslinie der Pole senkrecht schneidenden Stabes mit parallelen, geradlinigen Konturen erhält (Fig. 44a).

Die Gruppierung der vier Kernelemente zu einander ist, wie van Beneden schon hervorgehoben hat, eine variable. Es kann eine sehr regelmäßige Sternform bestehen, indem jede Schleife ungefähr in ihrer Mitte winkelig gebogen ist und diesen Winkel der Spindelachse zukehrt, während die beiden Schenkel in radialer Richtung ausstrahlen (Fig. 44b). Sehr häufig findet sich das in van Beneden's Fig. 20 und 21 (Taf. XIXbis) dargestellte Verhalten, wo eine Schleife von der Konvexität einer anderen umgriffen wird. Auch in diesen Fällen zeigen die Elemente noch eine gewisse Tendenz, ihren mittleren Abschnitt der Spindelachse, die Enden der Peripherie zuzukehren, und so besteht auch hier noch eine leise Andeutung der Sternform. Allein wesentlich ist eine derartige Lagerung, wenn sie auch die Regel bildet, nicht. So sehen wir in Fig. 60 (Taf. III), daß der mittlere Abschnitt der Schleife den äußersten Rand der Äquatorialplatte einnehmen kann,

womit jede Ähnlichkeit mit einem „Stern" aufhört. VAN BENEDEN läßt es unentschieden, ob derartige unregelmäßige Formen der Äquatorialplatte vor der Teilung noch in den regelmäßigen Stern der Fig. 44 b übergehen oder nicht. Diese Frage kann ich mit aller Bestimmtheit im letzteren Sinn beantworten, da wir unten eine gleiche Variabilität der Schleifengruppierung in den durch die Teilung der Äquatorialplatte entstandenen Tochterplatten werden konstatieren können.

Aus einer Vergleichung einer großen Zahl von Aquatorialplatten geht hervor, daß in der gegenseitigen Lagerung der Elemente trotz der besprochenen Schwankungen doch in mehrfacher Hinsicht eine entschiedene Gesetzmäßigkeit waltet. Erstens gilt es nach meinen Erfahrungen als ausnahmslose Regel, daß die verdickten Enden der Chromatinbänder stets die Peripherie der Äquatorialebene einnehmen. Auch bei einer im übrigen so unregelmäßigen Gruppierung, wie die der Fig. 60 (Taf. III) ist, liegt kein einziges Schleifenende im Innern der Platte. Zweitens ist die Gesamtform der von den vier Elementen zusammengesetzten Figur stets eine sehr regelmäßige, derart, daß die Linie, welche die periphersten Punkte der Schleifen der Reihe nach miteinander verbindet, annähernd einen Kreis beschreibt, der in seinem Zentrum von der Spindelachse durchschnitten wird. In diesem Kreis sind die Elemente ganz allgemein so angeordnet, daß das Chromatin in der ganzen Fläche ziemlich gleichmäßig verteilt ist, wie dies aus der Fig. 44 b (Taf. II) und aus der unregelmäßigsten (Fig. 60, Taf. III) gerade am deutlichsten hervortritt. In diesem Verhalten offenbart sich das Bestreben, die Elemente möglichst nahe an die Spindelachse heranzuziehen und dieselben in einem so kleinen Bereich um diese Linie zu konzentrieren, als die Ausdehnung der Schleifen und ein gewisser Abstand zwischen den einzelnen Abschnitten derselben dies zuläßt.

Im Gegensatz zu meiner Beobachtung, daß die kreisförmige Äquatorialplatte stets im Mittelpunkt von der Spindelachse durchschnitten wird, kommen VAN BENEDEN und NEYT (p. 58) zu dem Resultat, „que l'axe de la figure dicentrique ne passe jamais par le centre de l'étoile chromatique". Ich vermute jedoch, daß diese Angabe sich auf nicht völlig ausgebildete Spindeln bezieht. In allen meinen Präparaten mit fertiger Spindel projizieren sich bei polarer Ansicht die beiden einander deckenden Centrosomen auf das Zentrum der Äquatorialplatte, und bei seitlicher Ansicht wird der Stab, als welcher die Platte hier erscheint, von der Ver-

bindungslinie der beiden Pole halbiert, wie man auch das Ei um diese Achse rotieren mag.

Der Durchmesser der völlig ausgebildeten Äquatorialplatte variiert nach meinen Beobachtungen innerhalb sehr enger Grenzen, indem die Größe der Schleifen und der Abstand, den dieselben innehalten, von einer Figur zur anderen nur sehr geringe Differenzen aufweisen.

Die vier Elemente besitzen wie früher die Form von Bändern, die in ganzer Länge den gleichen Breitendurchmesser erkennen lassen, während der Dickendurchmesser an den Enden bedeutend zunimmt. van Beneden (3) hat konstatiert, daß diese Bänder in der Äquatorialplatte so orientiert sind, daß der Breitendurchmesser eines jeden auf der Äquatorialebene senkrecht steht. Betrachtet man demnach eine Spindel vom Pol, so erblickt man alle vier Schleifen von ihrer Schmalseite und erkennt hier die keulenförmige Anschwellung der Enden (Fig. 44 b); die Profilansicht zeigt die Elemente von ihrer Breitseite, welche die in ganzer Ausdehnung gleichmäßige Dicke der Äquatorialplatte bedingt (Fig. 44a). Während man bei polarer Ansicht alle vier Schleifen in ganzer Ausdehnung überblickt, bekommt man bei seitlicher Betrachtung bei einer und derselben Einstellung nur beschränkte Abschnitte und sehr häufig optische Querschnitte derselben zu Gesicht, welche, wenn sie dem mittleren Bereich der Elemente angehören, als feine Stäbchen erscheinen, die der Spindelachse parallel gerichtet sind. Sehr häufig zeigt ein solches Stäbchen in der Mitte eine Einschnürung als Ausdruck der von van Beneden festgestellten Längsspaltung der Elemente, von der unten ausführlicher die Rede sein wird.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des achromatischen Anteils der karyokinetischen Figur!

In gleichem Abstand jederseits von der Aquatorialplatte auf der im Zentrum derselben errichteten Senkrechten erkennen wir die beiden Centrosomen des Archoplasmas, welche nichts anderes sind als die von vielen Spindeln bekannten Polkörperchen (Fig. 44a). Dieselben haben gegen früher an Größe beträchtlich verloren, an Lichtbrechungsvermögen dagegen zugenommen. Dieses Verhalten ist bemerkenswert. In den ersten Stadien, in denen wir die Centrosomen beobachten konnten, zur Zeit, wo noch eine einfache Archoplasmakugel im Ei besteht, sind dieselben sehr klein und deshalb schwer nachweisbar. Während das Archoplasma in zwei

Kugeln sich spaltet, quellen sie auf das Vier- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Durchmessers auf und erscheinen nun während der Ausbildung der Spindel als relativ große blasse Kugeln mit einem kleinen Korn im Zentrum. Wenn der Prozeß der Spindelbildung sich seinem Ende nähert, nehmen sie wieder an Größe ab. Schon in dem Ei der Fig. 43, wo die chromatischen Elemente nahezu zur Äquatorialplatte vereinigt sind, sehen wir die beiden Körperchen kleiner geworden, und die der fertigen Spindel (Fig. 44a) besitzen einen Durchmesser, der den ursprünglichen nur etwa um das Doppelte übertrifft. Der gleichen Korrelation zwischen der Größe der Centrosomen und dem Zustand des Archoplasmas werden wir in den beiden ersten Furchungskugeln wieder begegnen. Dieselbe demonstriert uns den engen dynamischen Zusammenhang beider Bildungen und macht es wahrscheinlich, daß die Thätigkeit der Archoplasmakugeln von Strukturveränderungen ihrer Zentren abhängig ist.

Im Umkreis eines jeden Zentralkörperchens, und durch einen hellen Hof von demselben getrennt, ist die von früheren Stadien bekannte radiäre Körnchenstruktur sichtbar, die jedoch an Ausdehnung beträchtlich abgenommen hat. Dagegen zeigen die in der Peripherie an die körnigen Strahlen sich ansetzenden fädigen Radien eine viel mächtigere Ausbildung (Fig. 44a).

van Beneden unterscheidet den kompakten zentralen Bereich des Strahlensystems als „sphère attractive" von den peripheren Fibrillen — auch in der neuen Abhandlung von van Beneden und Neyt ist diese Trennung festgehalten — und statuiert damit eine Differenz zwischen beiden Abschnitten, die in der Entwicklung nicht begründet ist. Denn wir haben oben erfahren, daß beide Teile aus der ursprünglich kompakten, gleichmäßig körnigen Archoplasmakugel hervorgegangen sind, daß die peripheren feinen Fädchen nur die modifizierte Rindenschicht dieser Kugel repräsentieren, indem sie durch Umwandlung der äußeren Abschnitte der körnigen Strahlen entstanden sind, in welche sie je nach ihrer Ausbildung bald näher, bald entfernter vom Mittelpunkt ohne scharfe Grenze übergehen. Die Identität des gesamten Radiensystems mit der kompakten Kugel, wie sie in den Fig. 37 und 38 vorliegt, wird aufs schlagendste durch einige meiner Präparate erwiesen, in denen, wahrscheinlich infolge einer zunächst sehr schwachen Einwirkung der Pikrin-Essigsäure, die Strahlen vollkommen kontrahiert sind. In diesen Eiern, deren eines in Fig. 58 (Taf. III) dargestellt ist, besteht in gleicher Größe wie früher die gleichmäßig

körnige Kugel, die gegen die übrige Zellsubstanz scharf abgegrenzt, und in der nur undeutlich eine radiäre Struktur sichtbar ist. Nur jener Sektor der Kugel, welcher gegen die Äquatorialplatte gerichtet ist, erscheint von völlig homogenen, an diesen Präparaten allerdings sehr undeutlichen Fasern gebildet, auf welches interessante Verhalten ich unten näher eingehen werde.

Von der Ausbreitung der Polstrahlung in der Zellsubstanz geben meine Präparate ziemlich verschiedene Bilder, die zum Teil, wie das soeben beschriebene, durch mangelhafte Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit bedingt sein mögen. Eine sehr regelmäßige Anordnung ist in dem Ei der Fig. 59 (Taf. III) zu erkennen. Die Radien sind ringsum ganz gleichmäßig entwickelt, im Zentrum körnig, in der Peripherie fädig und stellen in ihrer Gesamtheit sehr scharf begrenzte Kugeln dar, in welche nur die abweichend strukturierten, sektorförmigen Spindelfaserkomplexe wie fremde Körper eingefügt sind. Die an die Spindelfasern zunächst angrenzenden Radien reichen bis zum Umfang der Äquatorialplatte und sind die einzigen, die mit denen der anderen Seite in Berührung kommen. Kein einziges Fädchen erreicht die Oberfläche des Eies; vielmehr besteht zwischen der äußeren Grenze der Polsonnen und der Membran der Zelle noch ein sehr beträchtlicher Zwischenraum, der von indifferenter vakuolisierter Zellsubstanz eingenommen wird. Das Ei macht nicht den Eindruck, als ob es schlecht erhalten wäre. Eine viel unregelmäßigere Entwicklung der Polradien beobachten wir in dem Ei der schon öfter citierten Fig. 44 a. Hier ist eine gemeinsame Grenzfläche für alle Strahlen eines Radiensystems nicht zu erkennen. Einzelne sind sehr kurz und körnig, andere lang und feinfädig, und viele lassen sich bis an die Oberfläche des Eies verfolgen. Diejenigen Fädchen, welche die Spindelfasern rings umgeben, dringen größtenteils bis in die Äquatorialebene, d. h. jene Ebene des Eies, welche durch die Chromatinplatte bestimmt ist, vor und ihre Enden erzeugen hier mit denen der von der anderen Seite herkommenden Fibrillen eine bei seitlicher Ansicht des Eies verschwommene körnige Linie, die als erste Anlage der „Zellplatte" zu betrachten ist.

Die Angaben, die van Beneden und Neyt (14) über die Ausbreitung der Polstrahlung machen, schließen sich sowohl hinsichtlich der Regelmäßigkeit der Figuren, als auch darin, daß die Strahlen nicht bis in die Äquatorialebene vordringen, sondern in einer vom Umkreis der Chromatinplatte ausgehenden zum Pol konkaven Fläche endigen, an die Verhältnisse meiner Fig. 59 an.

Dagegen sind die Resultate der genannten Forscher insofern von den meinigen abweichend, als jene Grenzfläche, die bei mir in Kugelform mit dem Centrosoma als Mittelpunkt nirgends die Eioberfläche berührt, in ihren Präparaten viel schwächer gekrümmt ist und demgemäß in geringer Entfernung von der Äquatorialebene die Oberfläche in einer kreisförmig das Ei umgreifenden Linie erreicht, welche äußerlich durch eine Furche markiert ist. Innerhalb des durch diese Linie abgegrenzten Bereichs treten alle Fibrillen bis an die Membran des Eies heran (p. 54). Obgleich ich meine Präparate nach dem Erscheinen der van Beneden-Neytschen Abhandlung speziell auf diese Verhältnisse noch einmal geprüft habe, kann ich die citierten Angaben doch an keinem meiner Eier bestätigen. Ich enthalte mich vorderhand eines Urteils, inwieweit den besprochenen Differenzen eine im Leben bestehende Variabilität der Anordnung oder eine verschiedenartige Konservierung zu Grunde liegt, und welchen Bildern im letzteren Fall der Vorzug einzuräumen ist.

Verbindet man jedes Centrosoma mit den einzelnen Punkten des Umfangs der chromatischen Äquatorialplatte durch gerade Linien, so erhält man in dem hierdurch umgrenzten Doppelkegel den Bereich der eigentlichen „Kernspindel". Im optischen Längsschnitt stellt sich dieselbe in Form zweier kongruenter gleichschenkliger Dreiecke dar, deren Spitze von dem Zentralkörperchen eingenommen wird, und die mit ihrer Basis, welche von der Äquatorialplatte gebildet wird, aneinander stoßen (Fig. 44 a). Die Fibrillen, welche diese beiden einander zugekehrten Sektoren der Archoplasmakugeln einnehmen, sind von jenen, welche die Polstrahlung zusammensetzen, scharf unterschieden. Sie sind stärker als die übrigen Radien und in ganzer Ausdehnung gleichmäßig homogen. Die scharfe Abgrenzung der Spindelfasern von den Polfäden ist hauptsächlich durch dieses letztere Moment bedingt; die körnige Kugel, welche den zentralen Bereich des Radiensystems bildet (van Beneden's sphère attractive), erleidet in dem von den Spindelfasern eingenommenen Raum eine sektorförmige Unterbrechung, indem diese Fibrillen bis zum Umkreis des Zentralkörperchens als strukturlose Fädchen sich verfolgen lassen (Fig. 44a und 59). Diese Differenz zwischen den Spindelfasern und den übrigen Radien zeigt sich am auffallendsten in der oben beschriebenen Fig. 58, wo die ganze Polstrahlung sich zur früheren Kugelform zusammengezogen hat. Hier hebt sich aus der gleichmäßig körnigen Kugel der von homogenen blassen Fäden gebildete

Spindelsektor aufs schärfste ab. Die Anordnung der citierten Figur lehrt, daß die zu den chromatischen Elementen ziehenden Archoplasmafibrillen eine spezifische Ausbildung erfahren haben, die nicht lediglich durch einen bestimmten Kontraktionszustand bedingt sein kann. Denn die axialen Spindelfasern der Figur sind genau auf den ursprünglichen Radius der Kugel verkürzt und also nicht länger als die zusammengezogenen Polradien; trotzdem sind sie nicht körnig wie diese, sondern vollkommen homogen. Ich werde auf dieses interessante Verhalten unten noch einmal zurückkommen.

Die von jedem Pol gegen die chromatischen Elemente ausstrahlenden Fädchen setzen sich an die zugekehrte Schmalseite der Elemente fest; die Spindel besteht demnach aus zwei völlig getrennten kegelförmigen Hälften, die nur durch die chromatischen Elemente miteinander verbunden sind. Diese für die Mechanik der Karyokinese äußerst wichtige Thatsache hat schon van Beneden in seiner ersten Abhandlung erkannt und klar ausgesprochen (pag. 333, 335). Allein einen Nachweis für die behauptete Konstitution der Spindel, wie man einen solchen in einer ausführlichen, mit Abbildungen ausgestatteten Abhandlung verlangen kann, hat van Beneden nicht erbracht. Es ist weder im Text die Möglichkeit einer bloßen sehr engen Anlagerung der Schleifen an kontinuierlich von einem Pol zum andern ziehende Fasern ausgeschlossen, noch lassen die in ihren achromatischen Strukturen sehr unklaren Abbildungen von dem beschriebenen Verhalten das Geringste erkennen. Die Entwickelung aber, die, wie wir gesehen haben, die Zusammensetzung der Spindel aus zwei vollkommen getrennten Hälften aufs klarste beweist, war van Beneden damals noch gänzlich unbekannt geblieben.

Es ist viel schwieriger, in der fertigen Spindel die Anheftung der Fibrillen an die Schleifen festzustellen, als während der Entstehung der Figur. Ein überzeugender Nachweis, daß die Fädchen wirklich an der dem Pol zugekehrten Seite der Elemente ihr Ende finden, läßt sich nur dann führen, wenn dieselben, wie es nicht selten vorkommt, an ihrer Anheftungsstelle die chromatische Substanz zu feinen Zacken emporziehen, so daß das Element, von seiner breiten Seite betrachtet, besonders im Farbenbild gezähnelte Ränder aufweist (Fig. 42). Diese Einwirkung der Spindelfasern auf die Schleifen haben van Beneden und Neyt (14) gleichfalls in manchen Fällen konstatieren können.

In der großen Mehrzahl meiner Präparate sind die vier Chro-

matinbänder ihrer ganzen Länge nach von den Enden der Spindelfasern besetzt. In ganz regelmäßigen Abständen, welche die Dicke einer Fibrille kaum übertreffen, folgt ein Fädchen auf das andere. Es läßt sich mit ziemlicher Sicherheit feststellen, daß jede Schleife von beiden Polen annähernd die gleiche Zahl von Fasern erhält. Ich konnte einmal bei sehr günstiger Lagerung auf der einen Seite 23, auf der anderen 24 zählen. Wenn die Fasern nicht bis an die Enden der Elemente reichen, so ragt die Äquatorialplatte über den Umfang der Spindel mehr oder weniger weit heraus. Solche Fälle habe ich nur sehr selten beobachtet und ich lasse es unentschieden, ob hier im weiteren Verlauf noch eine Vermehrung der Fibrillen erfolgt oder nicht. Je nachdem ein Abschnitt einer Schleife der Spindelachse näher oder entfernter liegt, sind die an ihn herantretenden Fasern kürzer oder länger; zwischen den axialen kürzesten und peripheren längsten läßt sich eine Differenz in der Dicke mit Sicherheit erkennen.

Während der Durchmesser der Äquatorialplatte von einem Ei zum andern nur wenig wechselt, zeigen sich in der Länge der Spindelachse, d. h. in der Entfernung der beiden Centrosomen, gewisse Variationen. Das gleichschenklige Dreieck, als welches im optischen Längsschnitt sich jede der beiden kegelförmigen Spindelhälften darstellt, kann an seiner Spitze einen bald größeren, bald kleineren Winkel aufweisen. Einen sehr geringen Abstand der Zentralkörperchen von der Äquatorialplatte sehen wir in dem Ei der Fig. 59. Hier sind die axialsten Spindelfasern fast kürzer als der ursprüngliche Radius der Archoplasmakugeln; die Äquatorialplatte findet sich also mit ihrem zentralen Teil so nahe als möglich an jede Kugel herangezogen. Am häufigsten trifft man Bilder, wie das in Fig. 44a wiedergegebene; eine sehr viel größere Entfernung der beiden Centrosomen in der fertigen Spindel, als wir sie in dieser Figur beobachten, ist selten.

Es ist an meinen Präparaten und wahrscheinlich überhaupt nicht mit Sicherheit festzustellen, ob alle im Bereich der Spindel verlaufenden Archoplasmafibrillen sich an die chromatischen Elemente ansetzen, oder ob zwischen diesen auch freie Fädchen, die den Polradien gleichwertig wären, vorhanden sind. van Beneden und Neyt behaupten (pag. 61), daß einige Fibrillen kontinuierlich von einem Pol zum andern verlaufen, indem die beiden Kugeln vor der Ausbildung der Spindel sich nicht, wie dies in meinen Eiern zu sehen ist, vollständig voneinander trennen, sondern durch eine kleine Zahl von Fädchen in Zusammenhang bleiben, welche

auch in der fertigen Figur persistieren. Der Nachweis dieser Anordnung ist von der ausführlichen Darstellung zu erwarten; in der vorläufigen Mitteilung ist weder von der entstehenden noch von der ausgebildeten Spindel eine Abbildung vorhanden.

Von großem Interesse ist eine weitere Angabe der beiden belgischen Forscher (pag. 53), daß nämlich in jedem Radiensystem dem Kegel der Spindelfasern (cône principal) auf der entgegengesetzten Seite des Zentralkörperchens ein aus stärkeren Polradien gebildeter gleichfalls konischer Fibrillenkomplex entspricht, der als cône antipode bezeichnet wird. Die Fädchen, welche diesen ausgezeichneten Teil der Polsonne zusammensetzen, sind nur auf dem Mantel eines Kegels angeordnet und setzen sich an der Oberfläche des Eies längs einer Kreislinie an, welche äußerlich als Furche (cercle polaire) kenntlich ist. Obgleich ich diese Angaben an meinen Eiern nicht bestätigen kann, bezweifle ich doch die Richtigkeit und allgemeine Gültigkeit derselben um so weniger, als ich in den Hodenzellen des Flußkrebses genau das gleiche Verhalten in allen Spindeln habe konstatieren können.

Vergleichen wir die Spindel oder den Amphiaster mit den oben beschriebenen Monasteren (Fig. 62 und 63, Taf. III), so ergiebt sich in den Beziehungen der chromatischen Äquatorialplatte zu jeder der beiden Archoplasmakugeln eine fast vollkommene Übereinstimmung mit der Anordnung, welche die chromatischen Elemente in jenen Figuren zu einer der beiden Kugeln erkennen lassen. Wie im Monaster, so sind auch im Amphiaster die Schleifen zu einer regelmäßigen Fläche vereint und in dieser Fläche so orientiert, daß sie dem Centrosoma ihre schmale Seite zukehren; wie dort finden wir die spezifische Ausbildung der gegen die Elemente gerichteten Archoplasmafibrillen und die Verbindung derselben mit der zugewandten Seite der Schleifen. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die Elemente im Monaster in einer Kugelfläche gruppiert sind, welche das Centrosoma zum Mittelpunkt hat, während sie im Amphiaster in einer Ebene ausgebreitet sind. Diese Abweichung wird dadurch bedingt, daß hier auf jeden Chromatinkörper beide Kugeln, aber auf entgegengesetzten Seiten und in entgegengesetzter Richtung einwirken. Indem jede Kugel bestrebt ist (siehe oben), die vier Elemente zu einer Kugelfläche um sich zu vereinigen, zwei Kugeln aber nur einen einzigen Punkt gemeinsam haben können, so muß, da es sich ja um eine Platte von beträchtlicher Ausdehnung handelt, die beiden Systemen zugleich angehört, jeder Pol so weit nachgeben, bis eine Fläche er-

reicht ist, in der die entgegengesetzt wirkenden Kräfte einander aufheben, und diese Fläche ist die den beiden Kugeln gemeinsame Tangentialebene oder die Äquatorialebene der Spindel. Die mathematische Regelmäßigkeit in der definitiven Lagerung der Elemente beweist, daß die beiden Pole genau die gleiche Kraft ausüben, speziell, daß die beiden an entgegengesetzten Punkten der Schleifen angreifenden Fibrillen bei gleicher Länge die gleiche Stärke besitzen.

Nachdem wir im Vorstehenden die Beziehungen zwischen den Archoplasmakugeln und den Kernelementen von ihren ersten Anfängen an bis zur völligen Ausbildung in einzelnen Stadien betrachtet haben, sind wir in der Lage, aus den uns dabei bekannt gewordenen Struktur- und Lagerungsverhältnissen, aus der gegenseitigen Anordnung der einzelnen Teile und der materiellen Verbindung derselben ein allgemeines zusammenhängendes Bild der Spindelentstehung zu abstrahieren: die momentanen Zustände, die wir kennen gelernt haben, zu einer kontinuierlichen Bewegung aneinanderzufügen, anzugeben, welche Eigenschaften den einzelnen Teilen zukommen müssen, um den immer gleichen Erfolg zu ermöglichen, und die Kräfte zu präzisieren, aus denen sich das Endresultat: die fertige Spindel, mit Notwendigkeit ableitet.

Die Spindelbildung wird eingeleitet durch die strahlige Metamorphose der beiden Archoplasmakugeln. Aus der gleichmäßig granulierten Masse differenzieren sich körnige Radien, die zunächst mit ihren peripheren Abschnitten in homogene Fädchen übergehen. Diese Fibrillen strahlen nach allen Richtungen in die Zellsubstanz aus und gewinnen auf Kosten der zentralen körnigen Teile immer mehr an Ausdehnung. Einige treffen auf die chromatischen Elemente und heften sich mit ihren Enden hier fest. Es ist schwer zn entscheiden, ob dieses Zusammentreffen ein zufälliges ist, oder ob die Schleifen eine gewisse Attraktion auf die Archoplasmafädchen ausüben. Man könnte das letztere daraus schließen, daß, wie wir gesehen haben, in den frühesten Stadien, in denen die Verbindung besteht, die Fibrillen sehr häufig an einen bestimmten Teil der Elemente, nämlich an den mittleren Abschnitt (Fig. 40, Taf. II, und 56, Taf. III) herantreten. Allein da dies durchaus nicht ausnahmslos geschieht, kann dieser Erscheinung kaum eine besondere Bedeutung zugesprochen werden. Ich neige mich vor der Hand eher zu der

ersteren Möglichkeit. Denn einmal ist die Zahl der sich anheftenden Fädchen im Anfang eine so geringe (Fig. 56, Taf. III), daß man bei der allseitigen Ausbreitung der Radien in der Zellsubstanz wohl ein zufälliges Zusammentreffen annehmen darf, und zweitens beobachtet man sehr häufig, daß einzelne Schleifen lange Zeit nur mit einer Kugel in Verbindung stehen (Fig. 40 und 42), obgleich dieselben, wie andere Eier lehren, von der anderen Kugel nicht so weit entfernt sind, daß von hier aus die Fädchen nicht heranreichen könnten. Ist aber einmal eine Schleife mit einem Pol in Verbindung gebracht, so scheinen die festgehefteten Radien auf die ihnen zunächst benachbarten noch indifferenten einzuwirken, derart, daß diese letzteren der Reihe nach in gleicher Richtung sich ausdehnen und so allmählich das Chromatinband seiner ganzen Länge nach mit Beschlag belegen. Denn diese kontinuierliche Besetzung der Elemente, wie wir sie in der fertigen Spindel beobachten, kann nicht das Werk des Zufalls sein.

Alle Fädchen, die von der einen Kugel an ein Element herantreten, setzen sich ausschließlich an die eine Schmalseite desselben fest, alle von der anderen Kugel stammenden ebenso ausschließlich an die andere. Diese Thatsache muß ihren Grund in drei ihrem Wesen nach ganz dunklen Einrichtungen haben, deren Wirkungsweise sich folgendermaßen ausdrücken läßt:

1. Die chromatischen Elemente gestatten eine Festheftung der Archoplasmafädchen nur an ihren schmalen Seiten.

2. Ist die erste Fibrille einer Kugel mit der einen Seite einer Schleife in Verbindung getreten, so können die übrigen Fädchen der gleichen Kugel nur gleichfalls an diese Seite sich festsetzen, auch wenn die andere noch frei ist.

3. Ist eine Schleife mit dem einen Pol bereits in Verbindung gebracht, so können sich die Radien des anderen nur an die noch nicht mit Beschlag belegte Seite anheften.

Wir werden unten erfahren, daß von den beiden Schmalseiten einer Schleife jede einem anderen der beiden zu bildenden Tochterelemente zu teil wird, indem der bandförmige Körper durch Längsspaltung in zwei halb so breite Bänder zerlegt wird. Da nun diese beiden Schwesterfäden zur Zeit der Spindelentstehung wahrscheinlich immer und oft (Fig. 57, Taf. III) äußerlich sichtbar schon in der Mutterschleife vorgebildet sind, so können wir die in den Beziehungen zwischen Archoplasma und Kernelementen

erkannte Gesetzmäßigkeit auch folgendermaßen aussprechen: Jedes in einem Mutterelement vorbereitete Tochterelement gestattet nur den Fädchen eines einzigen Poles sich anzuheften, und diese Verbindung macht dem betreffenden Pol die Anheftung an den zugehörigen Schwesterfaden unmöglich. Den ersten Teil dieses Satzes werden wir unten in den mehrpoligen Spindeln, die für die Erkennung der bei der Karyokinese wirkenden Kräfte überhaupt sehr wertvoll sind, in frappantester Weise bestätigt sehen. Die Notwendigkeit der besprochenen Einrichtungen für das Zustandekommen einer regulären Teilung und die Garantieen, die dieselben hierfür bieten, brauchen nicht besonders horvorgehoben zu werden.

Man könnte der Ansicht sein, daß jeder Schwesterfaden von vornherein für einen bestimmten Pol prädestiniert sei und deshalb nur mit diesem in Verbindung trete. Eine solche Anschauung, die an den zweipoligen Spindeln nicht widerlegt werden kann, wird durch die Anordnung in den mehrpoligen Figuren im höchsten Grade unwahrscheinlich. Ich glaube auf Grund der Verhältnisse, die sich hier konstatieren lassen (siehe unten), daß es rein Sache des Zufalls ist, welches der beiden Tochterelemente jedem Pol zu teil wird.

Die an eine Schleife festgehefteten Fibrillen suchen sich zu kontrahieren, und diese Kontraktion kann so weit gehen, daß die Länge der Fädchen dem Radius der ursprünglichen Kugel gleichkommt. Die Kontraktion bedingt eine entsprechende Annäherung zwischen dem Centrosoma und dem Punkt der Schleife, an den die Fibrillen herantreten.

Die Kontraktilität der Fibrillen kann keinem Zweifel unterliegen; man braucht z. B. nur die Fig. 40, welche ein frühes Stadium der Spindelbildung repräsentiert, mit der fertigen Spindel der Fig. 44 zu vergleichen, um zu erkennen, daß die an eine Schleife sich festsetzenden Fädchen im Verlauf des Prozesses sich auf weniger als die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge verkürzen können.

Durch die Fähigkeit, sich zu verlängern und zu verkürzen, charakterisieren sich die Archoplasmafädchen als muskulöse Fibrillen und alle für „Muskeln" geltenden Gesetze können auch für unsere Zellenorgane Anwendung finden.

Da die Fibrillen bei ihrer Kontraktion einen Widerstand zu überwinden haben, so fragt es sich, wie viele Fädchen hierzu

nötig seien, ob schon ein einziges eine Annäherung zwischen dem Centrosoma und dem Element bewirken könne oder ob eine größere Anzahl erforderlich sei. Eine bestimmte Antwort auf diese Frage zu geben bin ich nicht imstande; denn erstens kommen Stadien, wo nur ein Fädchen an eine Schleife herantritt, äußerst selten zur Beobachtung, und zweitens kann die Kontraktion im einzelnen Fall ja bloß aus der Lagerung des Elements erschlossen werden, und da ist es für den Anfang sehr schwer zu entscheiden, ob man es noch mit der ursprünglichen Lage oder schon mit einer vom Archoplasma beeinflußten zu thun hat. Überdies werden wir unten sehen, wie diese Frage sehr wesentlich von der zwischen Element und Centrosoma bestehenden Entfernung abhängig ist. Mit Sicherheit läßt sich angeben, daß für größere Entfernungen (Fig. 40) eine geringe Zahl von Fibrillen (3—4) Kraft genug entwickelt, um eine Attraktion zu bewirken.

Bemerkenswert ist der Umstand, daß eine kontrahierte Spindelfaser einen ganz anderen Habitus besitzt als ein auf dieselbe Länge verkürzter Polradius, ein Verhalten, das uns aus der oben schon besprochenen Fig. 58, Taf. III, wo die Polstrahlung abnormerweise zur früheren Kugelform zusammengezogen ist, sehr deutlich entgegentritt. Die kontrahierten Polfäden sind wie früher körnig, die Spindelfasern von gleicher Länge vollkommen homogen und in ganzer Ausdehnung gleichmäßig dick. Diese Differenz wird wohl dadurch bedingt sein, daß die ersteren bei der Verkürzung lediglich sich selbst bewegen, während die letzteren zugleich einen Widerstand zu überwinden, bez. einem entgegengesetzt wirkenden Zug das Gleichgewicht zu halten haben. Es vollzieht sich also bei der Arbeit, welche die an die Schleifen festgehefteten Fibrillen zu leisten haben, eine Strukturveränderung in ihnen, wodurch dieselben, genau genommen, erst jetzt zu Muskeln werden, während die indifferenten Polradien auf diesen Namen noch keinen Anspruch erheben können.

Die Bewegung der Elemente ist einzig und allein die Folge der Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen und die schließliche Anordnung derselben zur „Äquatorialplatte“ das Resultat der vermittelst dieser Fädchen ausgeübten gleichartigen Wirkung der beiden Archoplasmakugeln.

Daß die Archoplasmafibrillen die Bewegung der Schleifen beeinflussen, und zwar derart, daß sie dieselben ihrem Centrosoma nähern, das geht aus der Kontraktion dieser einerseits in ihrer

Kugel, andererseits an den Elementen befestigten Fädchen mit Notwendigkeit hervor. Allein es wäre denkbar, daß die Ausbildung der Spindel noch von anderen Kräften abhängig sei. Fragt man sich, welcher Art diese sein könnten, so läßt sich angesichts des Endresultats wohl nur eine, sei es anziehende, sei es abstoßende Fernwirkung der Kugeln auf die Elemente in Betracht ziehen. Prüft man jedoch die Anordnung der chromatischen Elemente in den verschiedenen Stadien und unter verschiedenen Bedingungen mit Rücksicht auf diese Frage, so läßt sich nicht der geringste Anhaltspunkt finden dafür, daß außer der Wirkung der Fibrillen noch andere Kräfte auf die jeweilige Lage der Schleifen von Einfluß seien. Mögen die Elemente mit einer oder mit beiden Kugeln, durch eine geringe oder große Zahl von Fasern verbunden sein: immer ist ihre Lage als das Resultat des Zuges dieser Fädchen erklärbar, während eine damit konkurrierende Kraft, welche die Wirkung der Fibrillen modifizieren würde, sich nirgends erkennen läßt. Ich habe schon oben auf die Wichtigkeit der Monasterfiguren in dieser Hinsicht aufmerksam gemacht, da diese mit der Annahme einer Fernwirkung der Kugeln völlig unvereinbar sind.

Dürfen wir sonach für den ganzen Prozeß der Spindelbildung die Kontraktion der Archoplasmafibrillen verantwortlich machen, so leiten sich aus dem Zustandekommen eines stets gleichen Endresultats gewisse Eigenschaften dieser Fibrillen ab, die wir nun betrachten wollen. Um dieselben zu erkennen, dürfen wir uns nicht an die entstehende Figur halten, sondern müssen die fertige Spindel zu Rate ziehen; denn von dem Zustand, den wir in einem bestimmten Moment der Entwickelung fixieren, vermögen wir nicht von vornherein anzugeben, wie derselbe unter der bestehenden Kombination von Schleifen und Fibrillen sich zunächst weiterentwickeln würde, wir wissen nicht, ob eine Schleife in dem gegebenen Augenblick in Ruhe oder in Bewegung ist, wie groß die von beiden Kugeln ausgehenden Zugkräfte sind, und zu welcher Gesamtwirkung dieselben sich kombinieren. In der fertigen Spindel dagegen haben wir ein sicheres Maß der wirkenden Kräfte; denn hier ist die Bewegung zu Ende, es herrscht vollkommenes Gleichgewicht; die Kraft, die auf der einen Seite der Schleifen angreift, muß der der anderen Seite absolut gleich sein.

Wir haben oben gesehen, daß in der ausgebildeten Spindel an jede Seite einer Schleife vielleicht genau, jedenfalls aber nahezu die gleiche Zahl von Fibrillen herantritt, und daß jeder Abschnitt der Schleife von beiden Centrosomen gleich weit absteht. Da

hiernach zwei an entsprechende Punkte sich ansetzende Fädchen gleiche Länge besitzen und unter gleichen Winkeln angreifen, der zwischen ihnen eingeschaltete Schleifenabschnitt aber in Ruhe ist, so folgt daraus, daß zwei in entgegengesetzter Richtung wirkende Fibrillen von gleicher Länge einander das Gleichgewicht halten. Es läßt sich also ganz allgemein der Satz aussprechen: Fibrillen von gleicher Länge besitzen gleiche Stärke. Dieses Verhalten ist meines Erachtens nur möglich, wenn alle Archoplasmaradien beider Kugeln untereinander identisch sind, d. h. wenn dieselben bei gleicher Länge den gleichen Querschnitt besitzen und im gleichen Kontraktionszustand sich befinden. Die Beobachtung, soweit dieselbe bei so feinen Strukturen, die eine Messung nicht gestatten, in Betracht kommen kann, bestätigt diesen Satz. Die beiden ruhenden Archoplasmakugeln sind von gleicher Größe; auf jeden Radius muß annähernd die gleiche Zahl von Mikrosomen treffen. Bei der strahligen Ausbreitung der Kugeln in der Zellsubstanz besteht eine sehr deutlich erkennbare Korrelation zwischen der Länge eines Radius und der Reduktion der ihm zu Grunde liegenden Mikrosomen. In den äußerst regelmäßigen Polsonnen der Fig. 59 (Taf. III) besitzen alle Radien gleiche Länge und, soweit sich dies ermitteln läßt, gleiche Dicke, und alle zeigen das gleiche Verhältnis zwischen ihrem körnigen und ihrem fädigen Abschnitt. Auch die gleiche Dicke einander opponierter Spindelfasern, sowie die geringere Dicke der längeren peripheren Fasern gegenüber den axialen spricht für die Richtigkeit der gemachten Annahme. Dieselbe involviert den weiteren Satz: daß von zwei verschieden langen Fibrillen die längere weniger kontrahiert ist und demnach — nach einem allgemeinen Satz der Muskelphysiologie — die stärkere Wirkung auszuüben vermag.

Ich glaube, daß aus den aufgeführten Eigenschaften der chromatischen Elemente und der Archoplasmafibrillen und aus der Art, wie beide miteinander in Verbindung treten, die Anordnung der Schleifen zu einer in der Mitte der Verbindungslinie der Centrosomen auf dieser Geraden senkrechten Platte mit Notwendigkeit folgt. Dieses in allen Eiern gleiche Resultat wird jedoch in einem jeden unter anderen vermittelnden Bildern erreicht werden. Denn die anfängliche, äußerst wechselnde Lage der Schleifen zu den beiden Kugeln, der größere oder geringere Abstand aller oder einzelner Schleifen von einem oder von beiden Archoplasmakörpern, die bald sehr große, bald verschwindende Entfernung zwischen dem männlichen und weiblichen Schleifenpaar, die zum Teil durch diese Ver-

hältnisse bedingte zeitliche Differenz in der Ausbildung der Verbindung zwischen den Fibrillen und den einzelnen Schleifen, die oft lang dauernde einseitige Beziehung eines Elements zu nur einer Kugel, die anfangs verschiedene Zahl der auf jeder Seite sich anheftenden Fädchen — alle diese Momente, denen sich noch eine Reihe weiterer hinzufügen ließe, müssen eine unendliche Variabilität in den Bildern der Spindelentstehung zur Folge haben.

Aus dieser Mannigfaltigkeit können nur wenige spezielle Fälle herausgegriffen und mit Rücksicht auf die erkannten Kräfte näher betrachtet werden. Dabei werden sich einige weitere Folgerungen ergeben, die durch gewisse noch nicht besprochene Verhältnisse der Abbildungen ihre Bestätigung finden.

Setzen sich an eine Schleife nur Fibrillen von einer Kugel an, so werden, wenn diese Fädchen sich möglichst kontrahiert haben, die Anheftungsstellen alle gleich weit von dem Centrosoma entfernt sein; die noch unbesetzten Abschnitte der Schleife werden infolge ihres Zusammenhangs mit den angehefteten nachgezogen, bis auch an sie Fädchen herantreten, wodurch sie dem Zentralkörperchen ebenso genähert werden, wie jene. Dieses Resultat sehen wir in den Monasterfiguren (Fig. 62, 63) erreicht.

Ist eine Schleife von beiden Centrosomen gleich weit entfernt und mit beiden Polen durch die gleiche Zahl von Fibrillen verbunden, so wird dieselbe, wenn die Fädchen sich kontrahieren, in senkrechter Richtung gegen die Verbindungslinie der Zentralkörperchen bewegt; sie wird, in gleichem Abstand von beiden Polen, zur Ruhe kommen, wenn die attrahierenden Fädchen möglichst mit dieser Geraden zusammenfallen. Wäre die Verbindung mit jeder Kugel nur durch ein einziges Fädchen vermittelt, so wäre die Ruhelage des Elements dann erreicht, wenn diese beiden Fibrillen genau in eine Gerade, nämlich in die Spindelachse, fielen. In dieser Geraden müßten selbstverständlich auch die angehefteten Punkte der Schleife liegen, während die Lage aller übrigen Abschnitte gleichgültig wäre. Ist dagegen das Element beiderseits in ganzer Ausdehnung von Fibrillen besetzt, so muß jeder Abschnitt der Schleife von beiden Polen gleich weit entfernt sein; außerdem müssen die einzelnen Abschnitte — vorausgesetzt, daß nur ein einziges Element vorhanden wäre — zur Spindelachse symmetrisch gestellt sein.

Ist die Ruhelage der Schleife erreicht, so muß eine weitere Kontraktion der Fibrillen, falls dieselben hiezu Kraft genug besitzen, eine Annäherung der beiden Kugeln bewirken. Daß eine

solche in den meisten Fällen erfolgt, läßt sich durch eine Vergleichung der Entwickelungsstadien mit den fertigen Spindeln mit voller Sicherheit feststellen. So sind z. B. in Fig. 59 (Taf. III) die beiden Kugeln, die vor ihrer strahligen Umwandlung stets beträchtlich auseinandergerückt sind (Fig. 37 und 38), einander so sehr genähert, als der ursprüngliche Radius der Kugel und die Dicke der Äquatorialplatte dies zuläßt. Allerdings scheint diese Verkürzung der karyokinetischen Figur erst zu einer Zeit zu erfolgen, wo die beiden Radiensysteme unter Vermittelung der chromatischen Elemente schon durch eine große Zahl von Fibrillen miteinander in Verbindung stehen.

Ist eine Schleife dem einen Pol bereits möglichst nahe gezogen und von dem anderen weit entfernt, und treten jetzt erst von dem letzteren Fibrillen an das Element heran (solche Fälle haben wir in extremster Form in den Monasterfiguren kennen gelernt), so genügt von diesem Pol schon eine geringere Zahl von Fädchen, als auf der anderen Seite angeheftet sind, um die Schleife ihm anzunähern und von dem anderen wegzuziehen; ist die Zahl der Fibrillen auf beiden Seiten gleich, so wird das Element bis in die Äquatorialebene herübergezogen, eine größere Zahl von Fädchen von seiten des anfangs entfernteren Poles bewirkt ein Überschreiten dieser Ebene gegen diesen Pol hin. Bedürfte es noch eines Beweises, daß die Spindelbildung nicht durch eine in die Ferne wirkende Attraktion bedingt ist, so könnte diese Erscheinung: daß der entferntere Pol eine stärkere Wirkung auszuüben vermag als der nähere, den letzten Zweifel hieran beseitigen. Die stärkere Kraft der entfernteren Kugel kann nur durch die Muskelaktion erklärt werden.

Wenn, wie es wohl vorkommen kann, bei der allmählichen Vermehrung der an eine Schleife herantretenden Fädchen bald der eine, bald der andere Pol in der Zahl voraus ist, so muß das Element bald diesem, bald jenem genähert werden, dazwischen die Äquatorialebene passieren. Die Gruppierung der Schleifen zur Äquatorialplatte wird also nicht kontinuierlich von ausgedehnteren Figuren zu immer flacheren führen, sondern es wird unter Umständen schon ein sehr frühes Stadium, bei Profilbetrachtung, die Elemente ziemlich flach zusammengelagert zeigen, ein späteres wieder über einen weiteren Bereich zwischen den Polen ausgedehnt, und dieser Formenwechsel kann sich mehrmals wiederholen, bis erst zuletzt, wenn jede Schleife die definitive Fibrillenzahl erhalten hat, die regelmäßige endgültige Lagerung in der Äquatorial-

ebene zustandekommt. Die Figuren 41 und 42, wenn sie auch nicht verschiedene Zustände eines und desselben Eies darstellen, können doch illustrieren, wie in dem unzweifelhaft späteren und ausgebildeteren Stadium (Fig. 42) die chromatischen Elemente bei Profilansicht einen breiteren Raum einnehmen, also der Äquatorialplatte ferner zu stehen scheinen als die des früheren. Könnte man die Entstehung der Spindel an lebenden Eiern verfolgen, so würde man wohl — abgesehen von den in der Zahl und schließlichen Anordnung der Schleifen begründeten Unterschieden — den von Flemming bei Salamandra an lebenden Zellen beobachteten Formenwechsel konstatieren, der auf Seite 212 des Hauptwerkes mit den Worten beschrieben ist: „Der Stern breitet sich in sehr langsamen Intervallen gleichmäßig durch den Mittelraum der Zelle aus und zieht sich dann wieder in eine flachere Form zusammen, und zwar immer so, wie die Folge lehrt, daß die Abflachung der Äquatorialebene entspricht.“ Ich halte es für möglich, daß dieser Erscheinung bei Salamandra die geschilderten Verhältnisse zu Grunde liegen.

Es kann vorkommen, daß eine Schleife, die mit einem Pol durch Fibrillen verbunden ist, diesem Pol ohne eine Thätigkeit der verbindenden Fädchen genähert wird. Dieser Fall muß eintreten: 1. wenn der betreffende Pol in der oben dargelegten Weise durch Vermittelung anderer Elemente seinem Gegenüber und dadurch auch jener Schleife genähert wird, 2. wenn eine Schleife so zu beiden Kugeln gelagert ist, daß die von beiden Seiten herantretenden Fibrillenbündel einen spitzen Winkel miteinander bilden; hier muß die Kontraktion der einen Seite allein die Schleife zunächst auch dem anderen Pol näher bringen. Sind nun die Fibrillen dieses Poles nicht imstande, sich in derselben Zeit dieser Annäherung entsprechend zu verkürzen, so müssen sie gebogen werden, und zwar im letzteren Fall immer gegen den anderen Pol hin. Eine solche Krümmung ganzer Fibrillenbündel ist nun nicht ganz selten zu beobachten; sowohl in Fig. 56 (Taf. III) als auch in Fig. 41 (Taf. II) ist dieselbe sehr ausgeprägt zu erkennen. Ich glaube, daß sie in beiden Fällen in der an zweiter Stelle genannten Weise zu erklären ist. Daß in Fig. 41 der Winkel, den die in Frage kommenden Fibrillenbündel miteinander bilden, kein spitzer zu sein scheint, rührt daher, daß das Element, an welches sie herantreten, ziemlich weit vor der Ebene, welche der Zeichnung zu Grunde liegt, seine Lage hat.

Es wurde oben schon hervorgehoben, daß jedes einzelne Element infolge der Kontraktion der sich beiderseits festsetzenden Fädchen möglichst in die Umgebung der Spindelachse hereingezogen wird; denn jeder Abschnitt einer jeden Schleife hat das Bestreben, mit dieser Geraden zusammenzufallen. Kann dieses Bestreben auch nicht realisiert werden, so müssen doch gewisse Konsequenzen desselben in der fertigen Äquatorialplatte sichtbar sein. Zunächst müssen die vier Schleifen möglichst nahe um die Spindelachse zusammengedrängt werden. Wir haben bei der Betrachtung der fertigen Spindel schon gesehen, daß dies in der That der Fall ist. Denn wenn auch die Elemente und die einzelnen Abschnitte eines und desselben Elements einen gewissen Abstand voneinander innehalten, so ist es doch, sobald man diesen Abstand als unüberschreitbar annimmt, ganz offenbar, daß sich die Elemente einander möglichst zu nähern suchen. Niemals findet man größere Lücken zwischen den einzelnen Abschnitten, sondern stets sind die vier Schleifen so ineinander geschmiegt, daß sie die durch die peripher gelegenen Punkte umgrenzte Fläche in ganz gleichmäßiger Verteilung ausfüllen. Weiterhin folgt aus der Kontraktilität der Spindelfasern, daß die peripher gelegenen Abschnitte in einer gegen die Spindelachse senkrechten Richtung auf die zentralen einen Druck ausüben — derselbe muß sich über die Abstände zwischen den Elementen fortpflanzen — der um so stärker ist, je weiter ein Abschnitt von der Spindelachse absteht. Steht einem solchen Teil auf der entgegengesetzten Seite nicht ein ebenso stark nach innen drängender Abschnitt gegenüber, so wird jener erstere der Spindelachse sich nähern und die in dieser Richtung gelegenen Schleifenabschnitte so weit auf der anderen Seite hinausdrücken, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Aus diesem in der Äquatorialplatte herrschenden, von allen Seiten radial gegen die Spindelachse gerichteten Druck ergiebt sich notwendig jenes oben schon betonte Verhalten, daß in der fertigen Spindel die annähernd kreisförmige Äquatorialplatte *in ihrem Zentrum* von der Spindelachse geschnitten wird.

Es fragt sich, wie es kommt, daß die Schleifenenden stets die Peripherie der Äquatorialplatte einnehmen. Einmal mag hierzu der Umstand beitragen, daß die ersten Spindelfasern sich sehr häufig an den mittleren Abschnitt der Schleife anheften, so daß dieser von Anfang an der Spindelachse am nächsten kommt, und zweitens könnte die beträchtliche Verdickung der Schleifenenden und deren deshalb größerer Widerstand gegen den Zug der Fibrillen

für die in Rede stehende Anordnung von Bedeutung sein. Ob diese Erklärung ausreicht, lasse ich dahingestellt sein.

Schließlich bliebe noch zu untersuchen, ob die *Nebeneinanderlagerung* der Elemente in der Äquatorialplatte, welche für eine reguläre Teilung unerläßlich ist, durch die im Vorstehenden dargelegten bei der Spindelbildung wirksamen Faktoren erklärt werden kann, oder ob eine bestimmte Einrichtung angenommen werden muß, welche jene Anordnung garantiert. Diese Frage läßt sich mit Bestimmtheit dahin beantworten, daß eine solche Einrichtung nicht existiert. Denn es kommen, wenn auch sehr selten, Eier zur Beobachtung, wo in der völlig ausgebildeten Äquatorialplatte eine Kreuzung zweier Schleifen wirklich besteht. Ein solcher Fall findet sich bei van Beneden in Fig. 22 (Taf. XIX[bis]), und wenn sich von diesem auch nicht mit Bestimmtheit angeben läßt, ob die Ausbildung der Fibrillen schon so weit gediehen ist, um diese Lagerung zu einer definitiven zu machen, so kann ich dies um so sicherer für ein von mir beobachtetes und in Fig. 61 (Taf. III) abgebildetes Ei behaupten, wo die Kreuzung zweier Schleifen in der fertigen Äquatorialplatte, also nach Ausbildung aller Spindelfasern zu sehen ist. Es ist einleuchtend, daß eine geregelte Verteilung der Tochterelemente dieser beiden Schleifen nicht möglich ist. Betrachten wir die Äquatorialplatte von dem einen Pol, so kann zu diesem nur das von der höher gelegenen Schleife stammende Tochterelement gelangen, zu dem unteren nur das von der tiefer gelegenen; die beiden anderen, d. h. von der oberen Schleife das dem unteren Pol, von der unteren das dem oberen Pol bestimmte Element halten sich gegenseitig fest und können ohne Zerreißung des einen nicht an ihren Bestimmungsort geführt werden. Es läßt sich nun einsehen, daß eine solche abnorme Anordnung auch ohne die Annahme besonderer hindernder Kräfte nur ausnahmsweise eintreten kann. Dieselbe setzt eine bestimmte Lagerung der beiden Elemente sowohl untereinander als gegen die beiden Archoplasmakugeln, und außerdem ein räumlich und zeitlich ganz spezifisches Verhalten der ersten sich festheftenden Fibrillen voraus, d. h. ein Zusammentreffen verschiedener Umstände, das sich nur sehr selten verwirklichen wird. Die Kreuzung kann nämlich nur dann eintreten, wenn die Fibrillen des einen Poles an ein Element zunächst in zwei getrennten Zügen herantreten, wenn weiterhin dieses Element zwischen den beiden Anheftungsstellen der Fibrillen von einem anderen dem Pol näher gelegenen gekreuzt wird, und wenn endlich an dieses von dem anderen Pol

zwei Fibrillenbündel herantreten, welche das erstere Element zwischen sich fassen. Schon der Umstand, daß die Verbindung der Fibrillen mit den Schleifen in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle sich zunächst an einem einzigen Punkt ausbildet und von hier successive nach beiden Seiten weiterschreitet, muß die Kreuzung zweier Elemente in der Äquatorialplatte im allgemeinen unmöglich machen.

Nachdem wir die karyokinetische Figur bis jetzt für sich allein in ihrer allmählichen Ausbildung verfolgt haben, erübrigt noch, dieselbe in ihren räumlichen und dynamischen Beziehungen zum ganzen Eikörper zu betrachten. Wie oben erwähnt, liegen die beiden Archoplasmakugeln zur Zeit ihrer radialen Differenzierung der Oberfläche des Eies meistens sehr nahe (Fig. 39) und sind ungefähr gleich weit von derselben entfernt. Aus dieser oberflächlichen Lagerung folgt die anfangs häufig so stark ausgeprägte einseitig exzentrische Gruppierung der chromatischen Elemente zur Verbindungslinie der beiden Centrosomen. Während der Ausbildung der Spindel rücken die beiden Kugeln stets etwas tiefer ins Eiinnere vor, eine Verschiebung, die wahrscheinlich auf den Einfluß der sich kontrahierenden Spindelfasern zurückzuführen ist. Relativ selten fällt die Achse der ausgebildeten Spindel mit einem Durchmesser des Eies zusammen; die gewöhnliche Lagerung ist etwa die in Fig. 67 (Taf. IV) von einem späteren Stadium dargestellte. Die Entfernung der Centrosomen von der Oberfläche ist auch in der fertigen Spindel meistens eine gleichmäßige (Fig. 44 a); die Äquatorialplatte fällt in einen größten Kreis des Eies. Ausnahmsweise allerdings findet sich der eine Pol der Oberfläche beträchtlich genähert, wodurch eine ungleiche Größe der beiden primären Furchungskugeln bedingt ist.

In der einheitlichen Figur, die durch die Verbindung der beiden Radiensysteme vermittelst der dazwischen eingeschalteten chromatischen Elemente entstanden ist, tritt ein spezifisch ausgebildeter Hauptteil hervor, der, nachdem wir durch van Beneden und Neyt die „cônes antipodes“ (siehe oben) kennen gelernt haben, sich als ein Kompositum aus vier Kegeln darstellt, deren Achsen in eine nach van Beneden und Neyt gekrümmte, schließlich, wie ich vermute, jedoch stets gerade Linie fallen. Ich habe diese aus den ursprünglich nach allen Richtungen gleichartig entwickelten Radiensystemen in bestimmter Weise differenzierten Sektoren mit

Benützung der Angaben der genannten Forscher in Fig. 64 (Taf. III) schematisch dargestellt. Die beiden inneren Kegel: die Spindelhälften, stoßen mit ihrer Basis aneinander, die beiden äußeren: die cônes antipodes, berühren mit ihrer Grundfläche die Membran des Eies; je ein innerer und ein äußerer sind mit ihrer Spitze in einem der beiden Centrosomen aneinandergefügt. Alle vier Kegel stehen in einem kontinuierlichen Zusammenhang: je ein innerer und ein äußerer sind nur entgegengesetzt gerichtete, stärker entwickelte Sektoren eines und desselben Archoplasmasystems, die beiden inneren sind miteinander durch die chromatischen Elemente verbunden. Die Polkegel (cônes antipodes) sind mit ihrer Basis an die Membran des Eies festgeheftet, was sich mit Sicherheit daraus ergiebt, daß dieselben hier eine zirkuläre Furche erzeugen (van Beneden und Neyt; an meinen Eiern, die in ihrer Form nicht gut erhalten sind, ist dieselbe nicht deutlich ausgeprägt). Die Furche beweist, daß die Stellen, an welche die Fibrillen der Polkegel sich anheften, unter einem gewissen in der Richtung dieser Fädchen wirkenden Zug stehen. Da ein solcher nicht von einem beschränkten Teil der einheitlichen Figur ausgehen kann, sondern sich in deren ganzer Länge von einem Ende zum anderen gleichmäßig fortpflanzen muß, so folgt aus der Existenz der beiden Polfurchen (cercles polaires der belgischen Forscher), daß der zwischen denselben sich erstreckende fibrilläre Körper in einem Zustand gleichmäßiger Spannung sich befindet. Die Fibrillen der Polkegel sind wohl als Muskelfibrillen zu betrachten, gerade wie die Spindelfasern, mit einer ihrer Ausdehnung und Menge entsprechenden Kontraktionskraft ausgestattet. Indem dieselben mit ihrem einen Ende an der Oberfläche des Eies befestigt sind, mit dem anderen die Spindel zwischen sich fassen, werden sie durch ihr Kontraktionsbestreben die Spindelpole voneinander zu entfernen suchen, und diese Tendenz muß jedenfalls die Wirkung haben, daß die Spindelachse länger ist, als sie es ohne das Vorhandensein der Polkegel sein würde. Je stärker diese ausgebildet sind, um so höher muß die Spindel werden, und vielleicht sind die Variationen, die wir in dieser Hinsicht kennen gelernt haben, auf Rechnung einer verschieden starken Entwickelung der cônes antipodes zu setzen. Eines aber muß, wie gesagt, aus der ganzen Anordnung folgen: daß alle an der Figur teilnehmenden Fibrillen, wie die Sehne eines Bogens, in einem gewissen Grade von Spannung gehalten werden, daß sie sich, mit anderen Worten, mehr oder weniger stark kontrahieren würden, wenn sie nicht

untereinander zu einem einheitlichen Strang verbunden wären und dieser nicht mit seinen Enden an der Membran der Zelle befestigt wäre. Könnte man die Figur in irgend einem Punkt durchschneiden, so würden die Teilstücke ihrem Kontraktionsbestreben Folge leisten und sich in der Richtung der Achse gegen die Membran des Eies zurückziehen.

Das Stadium der Äquatorialplatte, des „Aster“ (FLEMMING), ist, wie überall, so auch bei unserem Objekt die weitaus am längsten dauernde Phase der Karyokinese, diejenige, die man in den Präparaten am häufigsten antrifft[1]). Es wird sich fragen, ob wir dieses Stadium überhaupt noch eine „Phase“ nennen dürfen, nachdem FLEMMING[2]) diesen Begriff neuerdings mit Recht dahin präzisiert hat, daß es „das Wesen einer Phase ist, daß sie keine scharfen Grenzen hat“. Denn das Stadium der Äquatorialplatte hat scharfe Grenzen. Es beginnt in einem bestimmten Moment und hört in einem ebenso scharf bestimmten auf. Die Äquatorialplatte bezeichnet einen Ruhezustand, ja vielleicht den Ruhezustand par excellence im Leben der Zelle. Sie ist erreicht, wenn die chromatischen Elemente eine solche Lage angenommen haben, daß die von entgegengesetzten Seiten ziehend auf dieselben wirkenden Kräfte sich das Gleichgewicht halten. Der Moment ihres Anfangs ist also ein ganz bestimmter, wenn er sich auch in der abgetöteten Zelle nicht mit Sicherheit fixieren läßt. Ebenso scharf, ja in gewisser Hinsicht noch schärfer ist die Abgrenzung unseres Stadiums nach der anderen Seite.

Die Äquatorialplatte ist das Resultat bestimmter Eigenschaften und Kräfte der an der Karyokinese beteiligten Zellenorgane und stellt den Endpunkt einer Bewegung dar, die kontinuierlich zu ihr hinführt. Ist die Äquatorialplatte erreicht, so ist die Bewegung zu Ende, es ist ein Zustand der Stabilität eingetreten, der

---

1) Wenn FLEMMING (Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle, Arch. f. mikr. An. Band XXIX) für die heterotypische Teilung der Spermatocyten von Salamandra angiebt, daß hier die „Metakinese auffallend lange dauert“, daß „die Tonnenformen fast die Hälfte der Mitosen ausmachen“ (p. 412), während der Aster wenig typisch ist (p. 406), so rührt dies, wie ich unten zeigen werde, daher, daß diese sog. Metakinese der Spermatocyten mit der sonst „Metakinese“ benannten Phase nicht identisch ist, sondern der Äquatorialplatte des Ascarideneies, dem Aster der Epidermiszellen von Salamandra entspricht.

2) An dem sub 1) citierten Ort, p. 459.

in infinitum bestehen bleiben müßte, wenn nicht ein Faktor, der bisher gar keine Rolle gespielt hat, hinzuträte und von neuem Bewegung in die Figur brächte. Dieses neue Moment ist die Längsspaltung der chromatischen Elemente. Indem dieselbe so erfolgt, daß, wie van Beneden schon erkannt hat, von den beiden Tochterelementen einer Schleife jede nur mit der einen Spindelhälfte in Zusammenhang bleibt und somit die Verbindung zwischen den beiden Archoplasmasystemen, die ja durch die chromatischen Elemente vermittelt war, gelöst wird, erfährt der einheitliche zwischen den Polfurchen ausgespannte fibrilläre Körper eine vollständige Unterbrechung, und es muß nun jene Bewegung der beiden Hälften eintreten, die wir oben für eine solche „Durchschneidung“ aus den Eigenschaften der Archoplasmafibrillen abgeleitet haben. Dieser Moment der Trennung der Tochterelemente und des Wiederbeginns einer allerdings von der vorigen ganz verschiedenen Bewegung bezeichnet das Ende der Äquatorialplatte.

Die Spindelfasern und die Fibrillen der Polkegel, die bisher beiderseits fixiert und in Spannung gehalten waren, müssen sich kontrahieren. Die ersteren, viel mächtiger entwickelt, sind dem Zustand möglichster Verkürzung bereits weit näher als die letzteren.

Unter den Spindelfasern selbst besteht gleichfalls eine Differenz des Kontraktionszustandes, derart, daß die peripheren im Verhältnis ihrer Länge stärker gedehnt sind als die axialen. Die Zusammenziehung der einzelnen Fibrillen wird also keine gleichmäßige sein. Am stärksten werden sich die Fädchen der Polkegel kontrahieren, und somit die Centrosomen mit ihren Spindelhälften der Fixationsstelle dieser Fibrillen an der Oberfläche des Eies beträchtlich sich nähern. Gegen diese Verkürzung kann die der axialen Spindelfasern nur eine geringe sein, demgemäß die Höhe der Spindelkegel selbst nur relativ wenig abnehmen. Die peripheren Spindelfasern dagegen, die ja, wie wir oben gesehen haben, nur durch den Zug der auf der anderen Seite des chromatischen Elements angehefteten Fasern daran verhindert waren, sich auf die gleiche Länge wie die axialen zu verkürzen, können diesem Bestreben jetzt ungehindert Folge leisten, der Kegel, den die Spindelfasern bisher darstellten, muß zum Kugelsektor werden, und die zunächst ebene Tochterplatte sich zur Kugelfläche krümmen, wie wir eine solche Anordnung in den Monasterfiguren kennen gelernt haben. Denn der ganze Vorgang, den wir hier betrachten,

ist ja im Grunde nichts anderes als eine Spaltung der Amphiasters in zwei Monasteren.

Eine Betrachtung der Teilungsfiguren bestätigt diese Folgerungen auf das vollkommste. Die Fig. 65, 67, 69 (Taf. IV) lassen deutlich erkennen, daß der Hauptanteil an der Entfernung der Tochterplatten voneinander auf die entgegengesetzt gerichtete Bewegung der g a n z e n S p i n d e l h ä f t e n zurückzuführen ist, daß diese selbst in ihrer Achse sich nur sehr wenig verkürzen, successive stärker dagegen nach der Peripherie zu, so daß ihre Grundflächen und damit zugleich die daran festgehefteten Tochterplatten sich konkav gegen das zugehörige Centrosoma krümmen (vergl. auch die schematische Fig. 64 a, b, Taf. III). Es kann als eine der stärksten Stützen für die ganze Darstellung der Spindelentstehung, gleichsam als eine Probe auf die ausgeführte Rechnung gelten, daß die eigentliche Teilung, d. h. d i e g e r e g e l t e V e r t e i l u n g d e r c h r o m a t i s c h e n E l e m e n t e auf die beiden zu bildenden Tochterzellen sich aus dem in der Äquatorialplatte erreichten Gleichgewichtszustand und dem einzigen sichtbar neu hinzukommenden Moment: der Spaltung der Chromatinschleifen, mit Notwendigkeit ergiebt.

Betrachten wir nun den Teilungsvorgang in seinen Einzelheiten.

Das erste äußere Anzeichen für die Teilung der Kernelemente giebt sich in der Umformung der anfänglich cylindrischen Knäuelfäden in B ä n d e r mit angeschwollenen Enden zu erkennen. Dieser Prozeß kann sich, wir wir gesehen haben, schon zu einer Zeit vollziehen, wo das Kernbläschen noch besteht (Fig. 24, Taf. I); spätestens tritt die Bandform der Elemente im Beginn der Spindelbildung hervor. Da die Linie, in welcher später die Spaltung des Bandes erfolgt, stets in der Mitte der Breitseite desselben verläuft, so ist schon in dem vorliegenden Stadium entschieden, welcher Bereich einem jeden der beiden Tochterelemente zu teil werden wird.

van Beneden (3) stellt den Teilungsvorgang der Chromatinschleifen so dar, daß sich die färbbare Substanz zunächst ringsum an die Oberfläche des Körpers konzentriert, also gleichsam eine Röhre formiert, deren Hohlraum von einer weniger färbbaren Substanz eingenommen wird; daß diese Röhre sich sodann in der Mitte der Breitseiten des Bandes spaltet, und daß nun die beiden Hälften sich gegen die Schmalseiten desselben zurückziehen. So entstehen zwei parallele Fäden, die durch eine schwächer tingier-

bare Substanz (van Beneden's „lame intermédiaire“) zusammengehalten werden (pag. 327).

Nach meinen Beobachtungen wird dieses Resultat auf etwas andere Weise erreicht. Die Spaltung wird dadurch eingeleitet, daß sich in der Mitte jeder Breitseite einer Schleife in deren ganzer Länge eine Furche ausbildet, wodurch der Querschnitt, der vorher stäbchenförmig war, nun bisquitförmig eingeschnürt erscheint (Fig. 44 a). Diese eingeschnürte verdünnte Partie macht bei der Betrachtung des Bandes von der breiten Seite den Eindruck, als sei sie weniger stark gefärbt, ja schließlich erscheint dieselbe vollkommen farblos (Fig. 57, Taf. III), sei es nun, daß sich die Tinktion wegen der starken Verdünnung nicht mehr nachweisen läßt, sei es, daß sich alle färbbare Substanz der Schleife gegen die Ränder zurückzieht, und nun zwischen den beiden so gebildeten Schwesterfäden eine achromatische Lamelle (van Beneden's „lame intermédiaire) zurückbleibt.

Die Längsspaltung ist eine selbständige Lebensäußerung, ein Fortpflanzungsakt der chromatischen Elemente. van Beneden und Neyt (14) scheinen es für möglich zu halten, daß die Spaltung erst passiv in der Spindel durch die von beiden Seiten ziehenden Fibrillen hervorgerufen werde (pag. 67). Das ist sicher nicht der Fall, wenn auch diese Frage bei Ascaris megalocephala nicht so leicht zu entscheiden ist wie in vielen anderen Fällen. Es liegt ja bereits eine nicht unbeträchtliche Zahl von Beispielen vor dafür, daß die Spaltung der Chromatinelemente schon zu einer Zeit sich vollziehen kann, wo von der Spindel noch nicht die geringste Spur nachzuweisen ist; ja wir haben sogar bei der Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala im ersten Heft dieser Studien gesehen, daß sich in den Elementen eine Spaltung vorbereiten kann, die erst bei der zweitfolgenden Zellteilung wirklich zum Vollzug gelangt. Bei der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala ist es dagegen die Regel, daß die Längsspaltung erst dann zur Ausbildung kommt, wenn die vier Schleifen bereits ihre definitive Lagerung in der Äquatorialebene der Spindel eingenommen haben. Man begegnet sehr häufig fertigen Spindeln, deren Chromatinbänder noch keine Andeutung jener Einschnürung erkennen lassen, durch welche die Teilung eingeleitet wird; andere Eier des gleichen Stadiums zeigen das erste Auftreten der beschriebenen Furchen und die allmähliche Durchschnürung des einfachen Bandes in zwei Hälften. Diesen Befunden gegenüber ließe sich in der That die

Anschauung vertreten, daß die Verdoppelung der chromatischen Elemente durch den Zug der sich beiderseits an dieselben festheftenden Fibrillen verursacht sei.

Allein es läßt sich auch für unser Objekt, wenn auch selten, so doch mit voller Sicherheit, der Nachweis führen, daß die Teilung nicht auf diese passive Weise zustandekommt. Ich habe in Fig. 57 (Taf. III) ein Ei abgebildet, wo die Spindel eben in Bildung begriffen ist und in dem sich die Spaltung der Elemente bereits aufs deutlichste zu erkennen giebt. Die chromatische Substanz ist zu parallelen Fäden auseinandergerückt, die durch ein achromatisches Verbindungsstück zusammengehalten werden, und zwar ist es bemerkenswert, daß dieser Prozeß in allen vier Schleifen genau gleich weit gediehen ist. Besonders die rechts oben gelegene Schleife, an die erst von dem einen Pol Fibrillen herantreten, stellt es außer Zweifel, daß die Teilung nicht durch den Zug der Spindelfasern bedingt sein kann, sondern als ein Lebensprozeß der Schleifen zu betrachten ist, von gleicher Selbständigkeit wie die Teilung einer Zelle oder eines vielzelligen Organismus.

Von dieser eigentlichen, wesentlichen Teilung, der Spaltung des Elements in zwei Tochterelemente, ist jedoch scharf zu unterscheiden die Trennung dieser beiden Hälften, d. h. eine so völlige Unterbrechung des Zusammenhangs zwischen beiden, daß sie, wenn sie frei beweglich wären, in ganzer Länge auseinanderfallen würden. Das Ascariden-Ei ist in dieser Hinsicht weniger lehrreich als jene Zellen, in denen die Teilung der Elemente schon viel früher hervortritt. Wie lange dieselbe auch bestehen mag: die vollkommene Trennung erfolgt stets erst in der fertigen Spindel; ja, die Tochterelemente mögen, wie es vorkommt (heterotypische Teilung), bereits in ganzer Länge auseinandergewichen sein, an dem einen Ende wenigstens bleiben sie in Zusammenhang, bis sie ihre Gleichgewichtslage in der Spindel erreicht haben. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist leicht einzusehen. Würden die Tochterelemente bereits vollkommen voneinander gelöst sein, ehe sie in die Spindel eingetreten sind, d. h. ehe jeder der beiden Schwesterfäden mit einem anderen Pol in Verbindung gebracht ist, so wäre der ganze in den betrachteten Vorgängen der Spindelentstehung sich so klar offenbarende Zweck: die geregelte Verteilung der beiden Hälften eines jeden Elements auf die beiden zu bildenden Tochterzellen, verfehlt. Es muß also geradezu unmöglich gemacht sein, daß die Trennung der Tochterelemente früher erfolgt. Wie dies erreicht wird, ob es sich um ein zeit-

liches Zusammentreffen handelt, derart, daß die Elemente mit ihrer völligen Durchschnürung nicht eher fertig werden, als bis sie in die Spindel eingelagert sind, oder ob die Trennung erst durch die Einwirkung der Spindelfasern veranlaßt wird, — auf diese Frage werde ich unten noch einmal zurückkommen, nachdem wir zuvor den Prozeß des Auseinanderweichens der Tochterplatten in seinen Einzelheiten betrachtet haben.

Das früheste Stadium, welches ich von der Trennung der Tochterplatten beobachtet habe, ist das in Fig. 65 (Taf. IV) dargestellte. Die beiden Hälften aller vier Schleifen sind genau gleich weit auseinandergerückt, die einfache Äquatorialplatte ist in zwei parallele Platten von halber Dicke gespalten, deren Abstand voneinander ungefähr dieser Dicke gleichkommt. Nur an ihren Rändern krümmen sich die beiden Platten gegeneinander, was daher rührt, daß die verdickten Enden je zweier Schwesterschleifen sich noch gar nicht voneinander entfernt haben, obgleich die Teilung auch hier vollkommen durchgeführt ist, wie der schmale, völlig farblose Zwischenraum zwischen den zusammenhängenden Enden beweist. Zwischen je zwei Schwesterschleifen erkennt man im optischen Querschnitt eine feine achromatische Verbindungsbrücke als Ausdruck einer sehr zarten Lamelle, welche die beiden Tochterelemente noch miteinander verbindet. Es ist dies die gedehnte „lame intermédiaire“ van Beneden's, die jedoch an meinen Präparaten die ihr von dem genannten Forscher zugesprochene Tinktionsfähigkeit nicht besitzt. Zwischen den Schleifenenden läßt sich wegen des zu geringen Abstandes eine solche Verbindung nicht nachweisen; ohne Zweifel besteht sie aber auch hier, und zwar vermutlich in größerer Stärke als zwischen den mittleren Abschnitten der Elemente.

Die folgenden Figuren 67 und 69 (Taf. IV) zeigen, daß der von van Beneden schon beschriebene Zusammenhang der Schleifenenden auch bei weiterer Entfernung der Tochterplatten fortbestehen kann. Die mittleren Abschnitte der vier Tochterschleifen bilden jederseits eine Platte, die, wie die Figuren lehren, zu einer Kugelfläche gekrümmt ist, deren Mittelpunkt ungefähr mit dem zugehörigen Centrosoma zusammenfällt. Von den Rändern jeder Platte ziehen bis zu acht Chromatinfäden (die Schleifenenden) gegen den Äquator, wo sie mit den entsprechenden Enden der anderen Seite zusammentreffen und mit diesen, wie früher, durch eine achromatische Brücke verbunden sind. Die Gesamtheit der chromatischen Elemente erhält so annähernd die Form einer Tonne.

Der Winkel, unter dem die Schleifenenden von den Platten abbiegen, ist in der Regel, besonders auf späteren Stadien, ein ziemlich scharfer, meist stumpf, manchmal nahezu ein rechter (Fig. 69 und 80 b). Die Dauer des auf diese Weise vermittelten Zusammenhangs zwischen den beiden Tochterplatten ist für die einzelnen Schleifenenden eine sehr verschiedene (Fig. 69, 80 b, 87). Die zusammengehörigen Schwesterfäden können sich mit einem oder mit beiden Enden schon frühzeitig voneinander loslösen; dann sieht man in vorgerückteren Stadien (Fig. 69) diese Enden nur als kurze Zapfen von jeder Platte gegen den Äquator herabreichen und gegen annähernd gleich lange von entsprechender Stelle der anderen Platte ausgehende Fadenenden hinweisen. Zwischen anderen Schwesterschleifen persistiert die Verbindung sehr lange (Fig. 69), ja sie kann noch bestehen, wenn sich die Tochterelemente bereits in das Gerüst des ruhenden Kerns umgewandelt haben (Fig. 73). Endlich kommt es, wenn auch nach meinen Erfahrungen sehr selten, vor, daß die Trennung der vier Schleifenpaare sich von Anfang an in ganzer Länge vollzieht, so daß die vier Tochterschleifen jeder Seite mit allen ihren Abschnitten nahezu in eine Ebene zu liegen kommen (Fig. 79). Sowohl aus diesen Fällen, als auch schon aus der Variabilität in der Dauer des Zusammenhangs der einzelnen Enden geht deutlich hervor, daß diese Verbindung als etwas ganz Nebensächliches zu betrachten ist.

Zu dem gleichen Resultat kommen auch van Beneden und Neyt in ihrer vorläufigen Mitteilung (14), wo diesen Verhältnissen eine ziemlich ausführliche Darstellung gewidmet ist; die beiden Forscher haben gleichfalls bald Trennung in ganzer Länge, bald Zusammenhang an den Enden konstatiert (pag. 39). In der Erklärung, die sie für diese Variabilität aufstellen, kann ich ihnen jedoch nicht beistimmen. So viel kann ja nicht zweifelhaft sein, daß das Fortbestehen des Zusammenhangs der Enden in einer stärkeren und länger persistierenden Verkittung dieser Stellen gegenüber den mittleren Abschnitten der Schleifen seinen ersten Grund haben muß. Das zweite Moment dagegen, das van Beneden und Neyt für die Tonnenformen verantwortlich machen: das Fehlen oder die schwache Entwicklung der Spindelfasern an den Schleifenenden, kann ich, wenigstens für meine Präparate, nicht gelten lassen. Ich habe schon oben hervorgehoben, daß in der außerordentlich überwiegenden Mehrzahl der mir vorliegenden Eier mit fertiger Äquatorialplatte jede Schleife bis an ihre äußersten Enden

von Spindelfasern besetzt ist (Fig. 44a), und daß weiterhin zwar die peripheren Fibrillen etwas dünner sind als die axialen, daß dieselben aber gerade darum eine größere Kraft — worauf es in diesem Fall ja ankommt — besitzen müssen. Da nun die Eier mit Tonnenformen gleichfalls gegen solche mit in ganzer Ausdehnung getrennten Tochterplatten weitaus in der Mehrzahl sind, so kann die Erklärung der belgischen Forscher nicht zulässig sein. In der That läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die Tonnenformen nicht darin ihren Grund haben, daß an den Schleifenenden der Zug der Fibrillen mangelt oder schwächer ist, sondern darin, daß die zusammenhängenden Enden in dem Maße, als die Tochterplatten auseinanderweichen, sich verlängern. Die von den Platten abbiegenden Fadenabschnitte sind nicht die ursprünglichen Schleifenenden, sondern Verlängerungen dieser Enden auf Kosten der früher hier vorhandenen Anschwellungen.

Wir haben während der Spindelentstehung und in der fertigen Spindel gesehen, daß die chromatischen Elemente an ihren Enden keulenförmig verdickt sind; wir erkennen das gleiche Verhalten noch in den Tochterplatten der Fig. 65b. Je weiter zwei Schwesterfäden mit verbundenen Enden auseinandergerückt sind, um so mehr nehmen diese Anschwellungen ab, und schließlich sind die Schleifenenden ebenso zart, ja unter Umständen noch feiner als die mittleren Abschnitte der Elemente (Fig. 69, 80b). Umgekehrt: je früher der Zusammenhang der Enden unterbrochen wird, um so dicker sind die gegen die Aquatorialplatte gerichteten Endabschnitte, was besonders aus Fig. 69 und 80b sehr klar zu ersehen ist. Die in den beiden Endplatten der Tonne verlaufenden Fadenabschnitte sind also noch genau ebenso lang wie die vier Schleifen der Aquatorialplatte; sie haben nur ihre Anschwellungen verloren, indem diese in die Bildung der meridianen Verbindungen aufgegangen sind.

Man könnte gegen diese Erklärung vielleicht aus meinen eigenen Figuren den Einwand schöpfen, daß ja hier die auseinandergerückten Tochterplatten wesentlich kleiner sind (Fig. 67 und 69) als im Moment ihrer Trennung (Fig. 65), was wohl darauf zurückzuführen sei, daß die früheren Enden jetzt außerhalb der Platte verlaufen. Allein die polaren Ansichten dieser Tochterplatten beweisen, daß die Verkleinerung der Platte darauf beruht, daß die in derselben verlaufenden Fadenabschnitte sich unter vielfachen Knickungen und gegenseitigen Verbindungen dichter an-

einander geschmiegt haben, ein Verhalten, auf dessen Einzelheiten hier nicht einzugehen ist, da dasselbe als der Beginn der Rekonstruktion der Tochterkerne mit der Teilung direkt nichts zu thun hat. Auch jene Tochterplatten, welche sich gleich von Anfang an in ganzer Ausdehnung voneinander trennen, nehmen, je weiter sie auseinanderrücken, um so mehr an Größe ab (Fig. 79).

Noch in einem zweiten Punkt kann ich mich der Darstellung der belgischen Autoren nicht anschließen. Sie bezeichnen den Teilungsmodus mit Tonnenform als „heterotypisch", welchen Ausdruck Flemming für die Mitosen gewisser Generationen der Salamandra-Spermatocyten eingeführt hat, und sie folgen damit dem Vorgang des eben genannten Forschers, der die von ihm unter dem citierten Namen beschriebene Teilungsform mit den Befunden van Beneden's am Ei von Ascaris megalocephala in Parallele gestellt hat [1]). Ich kann diese Zusammenstellung nicht für gerechtfertigt halten.

Bei Ascaris megalocephala ist die Ringform der beiden Schwesterfäden passiv erzeugt durch den Zug der auseinanderweichenden Spindelhälften, in den Spermatocyten von Salamandra ist die Erreichung dieser Form ein selbständiger Akt der chromatischen Elemente, der sich (Flemming's Fig. 9, Taf. XXIII) vor der Ausbildung der Spindel vollzieht; dort ist die „Tonne" ein Bewegungsstadium und darum in ihrer Form kontinuierlich wechselnd, hier ein Ruhestadium (Flemming, pag. 412), der Gleichgewichtszustand der Spindel, und darum unveränderlich; bei Ascaris megalocephala wird die Tonnenform durch das gemeinsame, gleichzeitige Auseinanderweichen aller Tochterelemente, den eigentlichen Kernteilungsakt, erst hervorgerufen, in den Spermatocyten von Salamandra wird sie durch den Beginn dieses Prozesses beendigt.

Die einander entsprechenden Stadien beider Teilungsformen sind also nicht diese sich äußerlich ähnlichen Zustände, sondern die Tonnenform der Salamandra-Spermatocyten entspricht der Äquatorialplatte des Ascarideneies, Flemming's Fig. 22 und 23 (Taf. XXIV) meiner Fig. 44a, seine Fig. 24 meiner Fig. 44b, seine Fig. 26 ungefähr meiner Fig. 65a. Die Teilung des Ascarideneies fällt vollkommen unter das Schema der „gewöhnlichen Mitose", wo ja gleichfalls bei dem passiven Auseinanderweichen

---

1) Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, p. 410.

der Tochterelemente eine „Tonnenform“ zustandekommt (Rabl, Fig. 18, Taf. IX, Flemming, Schema Fig. 3, Taf. XXVI)[1]).

Es läßt sich nun auch einsehen, warum im Ascaridenei die Tonnenform unwesentlich ist und fehlen kann, während sie bei Flemming's heterotypischer Teilung notwendig bestehen muß. Zur Zeit, wo bei Ascaris entweder die vollständige Trennung der Schwesterfäden in ganzer Länge oder ihr Übergang in die Ringform eintritt, ist jeder dieser Schwesterfäden längst mit einem der beiden Pole in Verbindung gebracht, die richtige Verteilung derselben demnach bereits gesichert. Nicht so in den Spermatocyten von Salamandra. Hier weichen die zunächst parallelen Schwesterfäden schon zu einer Zeit auseinander, wo von der Spindel noch nichts zu sehen ist; würden sie jetzt schon in ihrer ganzen Länge auseinanderfallen, so wäre ihre geregelte Vertheilung, wenigstens nach den Erfahrungen am Ascaridenei (siehe oben: Spindelentstehung), unmöglich. Sie müssen also mindestens mit dem einen Ende ihren Zusammenhang bewahren, bis sie in die Spindel eingetreten sind. Somit bleibt der heterotypischen Teilungsform ihre von Flemming begründete Selbständigkeit bewahrt, wenn ja auch, wie dieser Forscher selbst betont, ein prinzipieller Unterschied zwischen den verschiedenen bis jetzt bekannten Teilungsarten nicht besteht[2]).

Wenden wir uns nun zurück zur Mechanik der Teilung.

van Beneden hat bereits in seiner großen Abhandlung, auf Grund seiner Resultate über die Konstitution der Spindel, den Satz aufgestellt, daß das Auseinanderweichen der Tochterplatten, „la marche vers les pôles“, auf die Kontraktion der an die Tochterelemente angehefteten Spindelfasern zurückzuführen sei, und er hat sich damit, wie ich glaube, das große Verdienst er-

---

1) In den Epidermiszellen von Salamandra ist die Tonnenform allerdings nicht durch eine Verlängerung der verkitteten Schleifenenden, wie bei Ascaris, sondern, wie die verschiedenen Stadien der Karyokinese fast mit Sicherheit schließen lassen, dadurch zu erklären, daß hier die ziehenden Spindelfasern nur an den Winkel der Tochterelemente herantreten. Für die Richtigkeit dieser Anschauung sprechen ja direkte Beobachtungen Flemming's. — Ich werde übrigens auf alle diese Verhältnisse in einem allgemeinen Teil ausführlich zurückkommen.

2) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß die heterotypische Teilung auch in den Hodenzellen von Astacus vorkommt, und daß Flemming vollkommen das Richtige getroffen hat, wenn er (l. c. p. 452) einen Teil der Carnoy'schen Bilder in dieser Weise erklärt.

worben, zum erstenmal ein richtiges Moment zur Erklärung der Teilungsmechanik aufgestellt zu haben. In der neuen, mit Neyt gemeinsamen Arbeit ist diese Anschauung festgehalten. Es ist dies zugleich, wie ich nicht unerwähnt lassen möchte, die einzige Phase der Karyokinese, welche die belgischen Forscher mechanisch zu erklären versuchen. Über die Ausbildung der Verbindung zwischen den Schleifen und den Archoplasmafädchen, über die allmähliche Entstehung der Spindel und das Zustandekommen der Äquatorialplatte finden sich auch in der neuen Abhandlung keinerlei Angaben.

Die Behauptung nun, daß die Trennung der Tochterplatten durch die Kontraktion der Spindelfasern bedingt sei, ist nur zum kleinsten Teile richtig. Denn es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen. Das geht aus meinen Fig. 65, 67, 69 (Taf. IV) aufs klarste hervor. Der Abstand eines jeden Zentralkörperchens von der zugehörigen Tochterplatte ist in allen Stadien des Auseinanderweichens annähernd der gleiche und ebenso groß als die Entfernung der Centrosomen von der noch ungespaltenen Äquatorialplatte (Fig. 44a). Dagegen nimmt der Abstand der beiden Zentralkörperchen voneinander, dem Auseinanderrücken der Tochterplatten entsprechend, immer mehr zu. Es muß zwar zugegeben werden, daß die Teilungsbilder der Fig. 65 bis 69 aus höheren Spindeln hervorgegangen sein könnten, als eine solche in Fig. 44a dargestellt ist; allein auch dann kann die Verkürzung der Spindelkegel, die ich ja nicht durchaus in Abrede stelle, keine beträchtliche und für die Erklärung der Entfernung der Tochterplatten ausreichende sein; denn die Achse der ruhenden Spindel ist in den mir vorliegenden Eiern häufig kürzer (Fig. 59) als in dem Ei der Fig. 44a, selten länger, bedeutend länger nie. Eine Entfernung der Centrosomen, wie sie in Fig. 67a erreicht ist, habe ich in einer ruhenden Spindel niemals beobachtet.

Übrigens läßt sich auch aus van Beneden's Taf. XIX[ter] entnehmen, daß der Hauptanteil an der Entfernung der Tochterplatten voneinander auf das Auseinanderrücken der ganzen Spindelhälften zurückgeführt werden muß. Die bereits weit voneinander entfernten Tochterplatten in Fig. 10 dieser Tafel sind den zugehörigen Centrosomen kaum näher gerückt, als wir sie in Fig. 4,

im Moment der Spaltung der Äquatorialplatte, von diesen Körperchen abstehen sehen.

Da für die Annahme einer abstoßenden Kraft zwischen den beiden Centrosomen kein Grund vorliegt, so wird das Auseinanderweichen derselben ausschließlich auf die Kontraktion der den Spindelfasern opponierten, an die Membran des Eies festgehefteten Polradien, also in erster Linie auf die Verkürzung der von van Beneden und Neyt entdeckten „cônes antipodes" zurückzuführen sein. Die belgischen Forscher schreiben den Fibrillen dieser Polkegel zwar auch einen gewissen Anteil an der Teilungsmechanik zu, aber nur insofern, als dieselben dem Zentralkörperchen einen Halt gewähren, damit dieses bei der Kontraktion der Spindelfasern nicht gegen den Äquator gezogen wird (p. 68).

Es läßt sich, wie ich schon oben hervorgehoben habe, aus der Konstitution, welche das in Fig. 64 a (Taf. III) schematisch dargestellte Fibrillensystem im Gleichgewichtszustand aufweist, mit Sicherheit der Satz begründen, daß bei einer Kontinuitätsunterbrechung des fibrillären Stranges, wie eine solche durch die Spaltung der Chromatinschleifen erreicht wird, die Fasern der Polkegel sich viel stärker verkürzen müssen als die Spindelfasern. Die letzteren formieren einen dichten Kegel, aus zahlreichen Fasern zusammengesetzt, die Polkegel dagegen sind so schwach entwickelt, daß sie an meinen Präparaten gar nicht als etwas Spezifisches nachgewiesen werden können. Jedes einzelne Fädchen dieser äußeren Kegel muß also viel stärker gespannt sein als die einzelne Spindelfaser und demgemäß, wenn die Spannung aufhört, sich auch entsprechend stärker kontrahieren. Gegen diese Verkürzung kann die der Spindelfasern kaum in Betracht kommen. Diese nehmen daher an der Auseinanderführung der Tochterplatten nur sehr geringen aktiven Anteil; ihre Hauptrolle besteht vielmehr darin, daß sie die Tochterelemente mit dem bewegten Centrosoma verbinden und dieselben dadurch zwingen, die Bewegung mitzumachen.

Damit wird auch die nicht ganz einfache Erscheinung verständlich, daß die vier Tochterelemente jeder Seite bei ihrer Wanderung mit allen ihren Abschnitten (soweit dieselben von Spindelfasern besetzt sind), in einer fast ebenen Fläche verbleiben. Sollte dieses Verhalten als Resultat der Kontraktion der Spindelfasern erklärt werden, so müßte man zu der Annahme greifen, daß alle vier Schleifenpaare mit allen ihren Abschnitten im gleichen Moment ihren Zusammenhang aufgeben. Denn wäre dies

nicht der Fall, wäre z. B. eine Schleife den anderen voraus, so müßten die durch die Spaltung entstandenen Hälften dieser Schleife einstweilen auseinanderweichen, während die anderen Paare ihren Zusammenhang noch bewahren. Und da eine solche zeitliche Differenz in der Lösung des Zusammenhangs zwischen zwei Schwesterfäden nachweisbar insofern besteht, als ja die Enden meist länger miteinander verkittet bleiben als die mittleren Abschnitte, so müßten die inneren Spindelfasern sich zunächst verkürzen, die peripheren dagegen ihre frühere Länge beibehalten, was, wie oben gezeigt worden, nicht der Fall ist. Die einzelnen Spindelfasern jeder Seite bewegen sich bei der Trennung der Tochterplatten nicht unabhängig voneinander, wie bei der Spindelentstehung, sondern sie wirken wesentlich als ein Ganzes; die Form des Kegels mit ebener Grundfläche, welche durch die Gesamtheit der von dem einen Archoplasmasystem an die vier Schleifen herantretenden Fibrillen in der Gleichgewichtslage dargestellt wird, bleibt auch in der Folge bestehen (Fig. 65, 67, 69), mit der einzigen Änderung, daß sich die anfangs ebene Grundfläche allmählich zu einer Kugelfläche um das zugehörige Centrosoma als Mittelpunkt krümmt.

Dieses Verhalten wird verständlich, nachdem wir den wesentlichen Faktor bei der Trennung und Entfernung der Tochterplatten in der Verkürzung der Polkegel erkannt haben, während die Spindelfasern, von denen die axialen den höchstmöglichen Grad von Verkürzung nahezu erreicht haben, fast nur als Verbindungsglieder eine Rolle spielen.

Dabei zeigt sich nun, daß die Polkegel nicht nur die Kraft haben, sich nach völliger Unterbrechung der Kontinuität zusammenzuziehen, sondern daß sie schon zu einer Zeit, wo die Verbindung der Schwesterfäden erst bis zu einem gewissen Grad gelöst ist, den noch bestehenden Widerstand zu überwinden vermögen, indem alle Abschnitte, die noch nicht getrennt sind, gedehnt werden. In dem Ei der Fig. 65 scheinen je zwei Schwesterschleifen noch in ganzer Ausdehnung durch eine feine achromatische Lamelle in Zusammenhang zu stehen, auf späteren Stadien besteht wenigstens häufig noch ein Zusammenhang der Schleifenenden, der, wie wir oben gesehen haben, durch Dehnung dieser Endabschnitte ermöglicht wird.

Damit erledigt sich jetzt auch die oben bereits berührte Frage, ob die völlige T r e n n u n g der Schwesterschleifen ein aktiver Prozeß der chromatischen Elemente ist, oder ob dieselbe passiv

durch die Bewegung der achromatischen Figur erfolgt. Darauf läßt sich nur so antworten, daß die völlige Kontinuitätstrennung zweier Schwesterfäden, wenn sie auch schließlich aktiv erreicht werden sollte, wenigstens für das Auseinanderweichen der Tochterplatten nicht notwendig ist und nicht abgewartet wird, da die sich kontrahierenden Polkegel Kraft genug besitzen, einen gewissen Zusammenhang zu überwinden und die noch bestehenden Verbindungsbrücken, auf die wir unten noch einmal zurückzukommen haben, zu dehnen, bis dieselben schließlich, sei es aktiv, sei es passiv, durchreißen.

An dieser Stelle mag noch ein im Grund als abnorm zu bezeichnendes Ei zur Sprache kommen, das geeignet ist, jeden Zweifel, der gegen die vorgetragene Teilungsmechanik vielleicht sich noch erheben könnte, schwinden zu machen. Dieses Ei, welches in Fig. 84a (Taf. V) dargestellt ist, zeigt zwei schon ziemlich weit voneinander entfernte Tochterplatten mit je vier Schleifen, von denen ich jedoch, um das Bild durchsichtiger zu machen, nur drei gezeichnet habe. Wie sonst formieren die von Spindelfasern besetzten Schleifenabschnitte jederseits eine regelmäßige zum Pol konkave Platte; auffallend sind zunächst nur die feinen Chromatinfäden, welche in scheinbar ganz unregelmäßigem Verlauf kontinuierlich von der einen Platte zur anderen hinüberziehen. Einer deutlichen Beschreibung dieser Verhältnisse zuliebe habe ich die Tochterschleifen gleicher Abstammung mit den gleichen Ziffern (I, II, III) bezeichnet, die drei dem oberen Pol zugehörigen tragen den Index a, die drei übrigen den Index b.

Das Schleifenpaar I zeigt ganz die reguläre Anordnung, die wir überall in den normalen Teilungsfiguren beobachten konnten: die mittleren Abschnitte jeder Tochterschleife liegen in der Platte, die verlängerten gedehnten Enden biegen gegen den Äquator ab und sind gegen die entsprechenden Endabschnitte der Schwesterschleife gerichtet. Ganz die gleiche symmetrische Stellung läßt sich an dem nicht gezeichneten vierten Schleifenpaar konstatieren. Die Paare II und III dagegen verhalten sich abweichend.

Fassen wir zunächst das Paar II ins Auge, so sehen wir zwar die Tochterschleife IIb völlig regulär und in ganzer Ausdehnung in ihrer Platte gelagert, die Schleife IIa dagegen die normalerweise eine symmetrische Stellung einnehmen sollte, zeigt einen ganz anderen Verlauf. Nur der kleine Abschnitt des Schleifenwinkels nämlich findet sich an seiner richtigen Stelle, die beiden stark verlängerten und infolgedessen verdünnten Schenkel ziehen von hier in gestrecktem Ver-

lauf schräg gegen die andere Platte, wo ihre verdickten Enden mit denen der Schleife IIb noch verbunden sind.

Eine ähnliche Unregelmäßigkeit ist an dem Paar III zu erkennen. Hier zeigt die mit dem oberen Pol verbundene Tochterschleife IIIa eine reguläre Lagerung: der mittlere Teil der Schleife und das eine Ende liegen in der Platte, während das andere Ende, wie ja so häufig, winkelig gegen den Äquator abbiegt. Diesem Ende steht das entsprechende der Schwesterschleife IIIb ganz symmetrisch gegenüber, und auch der zunächst sich anschließende Schleifenabschnitt (in der Figur wegen der starken Verkürzung kaum hervortretend) zeigt einen regulären Verlauf; plötzlich aber giebt die Schleife ihre Lage in der Platte auf und zieht, sehr stark gedehnt, zur Schleife IIIa hinüber, wo ihr Ende mit dem entsprechenden Ende dieser letzteren Schleife noch in Zusammenhang steht.

Fragen wir, wodurch diese Unregelmäßigkeit bedingt ist, da wir doch sonst (und auch hier in dem Paar I) je zwei Schwesterschleifen völlig symmetrisch zu einander gestellt finden, so ergiebt sich die Antwort aus der Anordnung der Spindelfasern. Während im regulären Verlauf und so auch in dem vorliegenden Ei bei dem Paar I die beiden Schwesterfäden vollkommen gleichmäßig von Spindelfasern besetzt sind, sehen wir bei dem Paar II nur an die Tochterschleife b in ganzer Ausdehnung Fibrillen herantreten, die Schleife a dagegen nur durch drei Fädchen, welche an den Schleifenwinkel festgeheftet sind, mit ihrem Pol in Verbindung gebracht. Umgekehrt ist von dem Paar III nur die Schleife a in ihrer ganzen Länge von Spindelfasern besetzt, während von der Schwesterschleife b kaum die eine Hälfte einen Zusammenhang mit ihrem Archoplasmasystem aufweist.

Die Trennung der Tochterelemente hat hier also schon begonnen, ehe die Spindel fertig ausgebildet war, auf einem Stadium, das ich mit Zugrundelegung der Fig. 84a in Fig. 84b schematisch darzustellen versucht habe. Die Spannung der Teilungsfigur muß schon um diese Zeit stark genug gewesen sein, den zwischen den Schwesterschleifen bestehenden Zusammenhang zu überwinden, was ohne Zweifel in einer abnorm frühzeitigen Spaltung der chromatischen Elemente seinen Grund hat, die ja, wie oben berichtet, mit der Ausbildung der Spindel nicht genau Schritt hält. Ich erinnere hier an das oben beschriebene und in Fig. 57 (Taf. III) abgebildete Ei, wo ausnahmsweise schon während der Spindelentstehung die Teilung der Elemente vollzogen ist. Es scheint mir möglich, daß diese ganz außergewöhnlich frühzeitige Spaltung, wenn sich

das Ei hätte weiter entwickeln können, zu einem ähnlichen abnormen Teilungsbild geführt hätte, wie wir ein solches soeben kennen gelernt haben.

Die oben aus den normalen Figuren gefolgerte Teilungsmechanik wird durch das Ei der Fig. 84a in der überzeugendsten Weise bestätigt. Wir erkennen auch hier, daß die beiden Spindelhälften als Ganzes auseinanderweichen, wir sehen weiterhin aufs klarste, daß direkt nur jene Abschnitte der Tochterelemente bewegt werden und die „Tochterplatte" formieren helfen, an welche Spindelfasern festgeheftet sind, während die übrigen Abschnitte nachgezogen und, falls sie mit denen der anderen Seite noch in Zusammenhang stehen, gedehnt werden.

Besonders in letzterer Hinsicht ist der Verlauf der Schleifenpaare II und III sehr charakteristisch und lehrreich. Wir haben sonst und auch in Paar I gesehen, daß, wenn überhaupt infolge eines länger bestehenden Zusammenhangs der Schleifenenden eine Dehnung erfolgt, diese sich an den Enden selbst vollzieht, auf Kosten der hier vorhandenen Anschwellungen. In unserem Fall dagegen zeigt nur das Paar III an dem einen Ende eine solche Verlängerung, während im übrigen die mittleren Schleifenabschnitte gedehnt sind. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung darin, daß ganz allgemein die Dehnung an den nachgiebigsten Teilen sich vollziehen muß, und daß in dem vorliegenden Ei die am wenigsten widerstandsfähigen Teile in den von Spindelfasern nicht besetzten mittleren Schleifenabschnitten gegeben sind. Diese ersparen somit durch ihre Verlängerung sowohl den eigenen Enden als auch denen der Schwesterschleifen die Dehnung, und so erklärt es sich, warum trotz der lange andauernden Verkittung der Enden die Schleife IIIa nur auf der einen Seite, die Schleife IIb gar nicht aus ihrer Tochterplatte herausragt.

So gestatten die bei der Teilung als wirksam erkannten Faktoren auch von dem kleinsten Detail in der Anordnung der chromatischen Elemente Rechenschaft zu geben.

Haben die beiden Tochterplatten eine gewisse Entfernung voneinander erreicht, so wird zwischen denselben eine der Spindelachse parallele Streifung sichtbar, die unter dem Namen der „Verbindungsfasern" bekannt ist (Fig. 67, 69).

In meinen Präparten ist diese Struktur von einem Ei zum anderen in sehr verschiedenem Grade sichtbar, woran vielleicht eine verschiedene Einwirkung des Reagens schuld sein mag. In

manchen Eiern, in denen die Spindelfasern und Polradien gut konserviert sind, kann ich in dem von den Tochterelementen umschlossenen Bereich nicht die geringste Spur einer Streifung erkennen; der Raum erscheint vielmehr vollkommen homogen und ist durch seine Helligkeit vor allen übrigen Partieen des Eikörpers ausgezeichnet. Auch in jenen Präparaten, wo die Streifung am deutlichsten ausgeprägt ist, macht sie doch einen verschwommenen Eindruck und unterscheidet sich dadurch, wie auch durch schwächeres Lichtbrechungsvermögen und viel geringere Dichtigkeit, ganz scharf von den deutlich als distinkte Fibrillen verfolgbaren Spindelfasern.

Die Streifung erstreckt sich von der einen Tochterplatte kontinuierlich bis zur anderen ohne jede äquatoriale Unterbrechung oder sonstige Differenzierung; außerdem erfüllt sie den tonnenförmigen von den chromatischen Elementen gebildeten Raum in ziemlich gleichmäßiger Verteilung.

van Beneden läßt die Verbindungsfasern (filaments réunissants) dadurch entstehen, daß bei der Trennung der Schleifenenden nicht sofort eine völlige Unterbrechung eintritt, sondern die achromatische Grundlage der Elemente zwischen den beiden Schwesterfäden zu einem Faden ausgezogen wird und in diesem Zustand noch eine Zeit lang persistiert. van Beneden unterscheidet also die Verbindungsfasern ganz scharf und ausdrücklich von den Spindelfasern und beschränkt dieselben ausschließlich auf die Peripherie der Teilungsfigur, während die mittleren Abschnitte je zweier Schwesterschleifen durch die immer stärker gedehnte „lame intermédiaire“ in Zusammenhang stehen. „Les filaments (réunissants) constituent probablement des bordures aux lames intermédiaires...“ (pag. 342).

Die Anschauungen, die ich mir über die Natur der Verbindungsfasern gebildet habe, stimmen mit denen van Beneden's im wesentlichen überein. Vollkommen sicher scheint es mir zu sein, daß dieselben mit den Spindelfasern nichts zu thun haben, nicht allein auf Grund der oben dargelegten Konstitution der Spindel, sondern auch in Hinblick auf den ganz verschiedenen Habitus beider Bildungen und das völlige Fehlen der verbindenden Streifung in Eiern, in denen die Spindelfasern aufs beste erhalten sind. Denn wenn man auch annehmen wollte, daß in diesen Präparaten die Verbindungsfasern zerstört sind, so würde gerade diese Reaktion beweisen, daß dieselben etwas anderes sein müssen als die Archoplasmafibrillen.

Ich bin vielmehr mit van Beneden der Meinung, daß die in Rede stehenden Strukturen von den chromatischen Elementen ab-

geleitet und als gedehnte Verbindungsbrücken zwischen je zwei Schwesterfäden betrachtet werden müssen, nur mit dem Unterschied, daß ich nach meinen Präparaten diese Verbindung nicht allein zwischen den Schleifenenden, sondern zwischen allen Abschnitten je zweier Schleifen annehmen muß. Trotz dieser Differenz glaube ich meine Resultate doch mit denen van Beneden's fast vollkommen in Einklang bringen zu können, dadurch, daß ich die Streifung als den optischen Ausdruck der gedehnten und gefalteten „lame intermédiaire" betrachte. Wir haben diese Lamelle in Fig. 65 a zwischen den eben getrennten Schwesterfäden mit Sicherheit nachweisen können. Falls dieselbe nun, wie van Beneden nachgewiesen hat, beim weiteren Auseinanderweichen der Tochterplatten unter immer stärkerer Dehnung persistiert, so muß sie alle Biegungen und Knickungen, welche die Tochterelemente in Fig. 67 a, b und 69 a, b erkennen lassen, mitmachen und somit eine zur Spindelachse parallele Fältelung erleiden, die im optischen Längsschnitt der Spindel den Eindruck einer verschwommenen parallelen Streifung, den wir in der That bei dieser Ansicht bekommen, notwendig hervorrufen muß. Auch wäre es sehr wohl denkbar, daß die Lamelle bei fortgesetzter Dehnung sich parallel zur Spindelachse spaltet und in einzelne Fädchen zusammenzieht.

Die Verbindungsfasern van Beneden's sind demnach, wie er ja selbst hervorhebt, nichts anderes als die wahrscheinlich verdickten Ränder der Verbindungslamellen, und der Umstand, daß van Beneden im Innern der Figur die Streifung nicht beobachten konnte, rührt vielleicht daher, daß in seinen Präparaten die vier Tochterelemente, auch wenn sie schon beträchtlich von denen der anderen Seite entfernt sind, noch den sanft geschlängelten Verlauf meiner Fig. 65 bewahren, in welchem Falle natürlich die Streifung nur sehr undeutlich zum Vorschein kommen kann [1]).

Bezüglich der Gestaltung und gegenseitigen Stellung der Tochterplatten möchte ich schließlich noch auf die Fig. 72 (Taf. IV) und 87 (Taf. V) hinweisen, die erste, welche uns zeigt, daß die Gruppierung der vier Tochterschleifen von der regulären „Sternform" ebenso sehr abweichen kann, wie die der Mutterelemente (Fig. 60) in der Äquatorialplatte, die zweite, welche eine nicht

1) Ich will nicht unerwähnt lassen, daß nach meinen Erfahrungen die Verbindungsfasern in den karyokinetischen Figuren anderer Zellen eine von der hier gegebenen abweichende Erklärung fordern.

ganz selten zu beobachtende Verschiebung der beiden Platten gegeneinander erkennen läßt, derart, daß die eine, um die Verbindungslinie der Centrosomen als Achse, gegen die andere gedreht erscheint, wobei die noch miteinander verbundenen Schleifenenden aus ihrem ursprünglich meridianen Verlauf entsprechend abgelenkt worden sind.

In dem Maße, als die beiden Tochterplatten auseinanderweichen, nimmt die Polstrahlung an Ausdehnung ab, während ganz entsprechend die zentrale körnige Kugel an Größe und Deutlichkeit gewinnt: die Archoplasmafibrillen ziehen sich zusammen und wandeln sich dabei wieder in die körnigen Radien um, aus denen sie sich gebildet haben. Haben die Tochterplatten ihre definitive Lage, in welcher die Umbildung zum ruhenden Kern erfolgen wird, erreicht (Fig. 87, Taf. V), so hat jedes Archoplasmasystem annähernd wieder die Kugelform mit den in radialen Reihen gruppierten Mikrosomen angenommen, die wir vor der Entstehung der Spindel, zur Zeit, wo die beiden Kugeln ihre Thätigkeit beginnen, konstatieren konnten. Nur jener Sektor, an dessen Basis die chromatischen Elemente angeschmiegt sind, tritt noch als lichterer Ausschnitt mit verschwommen fibrillärer Struktur hervor (Fig. 87, Taf. V). Aber auch dieser Spindelsektor nimmt alsbald den Habitus der übrigen Kugel an. Indem um die vier Tochterelemente jederseits eine Kernvakuole entsteht, wovon im nächsten Abschnitt die Rede sein wird, lösen sich die Spindelfasern von den Schleifen los und gehen nun gleichfalls in den indifferenten körnigen Zustand über, so daß von jetzt an der Sektor, aus dem sie gebildet waren, in keiner Hinsicht, es sei denn durch die Orientierung zu dem entstehenden Kern, seine frühere spezifische Ausbildung und Funktion mehr verrät. So erkennen wir in Fig. 71 (Taf. IV), wo die Rekonstruktion der Tochterkerne vor kurzem begonnen hat, nach außen von jedem Kern und vollständig von demselben getrennt, eine annähernd kugelige Anhäufung von Archoplasma, von ganz der gleichen Größe und Struktur wie in Fig. 38, und von dem Zustand dieser Figur nur dadurch unterschieden, daß das Centrosoma, welches vor der Spindelentstehung zu einer relativ großen Kugel aufgequollen war, jetzt wieder zu einem kleinen, stark lichtbrechenden Korn zusammengeschrumpft ist, eine Umwandlung, die ja, wie wir oben gesehen haben, schon in der fertigen Spindel vollzogen war.

Allein wenn auch das Stadium, das wir hier betrachten, mit jenem der Spindelentstehung vorhergehenden darin übereinstimmt, daß hier wie dort die gleichen ruhenden Archoplasmakugeln vorhanden sind, so hat sich doch das Bild im übrigen vollständig verändert. Während vor der Bildung der Spindel die beiden Kugeln weder bestimmte Beziehungen zur Kernsubstanz, noch zum Zellkörper erkennen ließen, stellen sich dieselben jetzt als Zentren dar, um die sich Kern- und Zellsubstanz symmetrisch gruppieren. Jede Kugel hat die Hälften der vier chromatischen Elemente mit Beschlag belegt und nach erfolgter Teilung der Elemente mit sich gegen das eine Ende der Zelle geführt, die andere Kugel hat sich mit den vier anderen Hälften nach der entgegengesetzten Seite zurückgezogen. Weiterhin hat sich um jede Kugel die Hälfte des Zellkörpers abgerundet und gegen die andere Hälfte durch eine Scheidewand abgegrenzt. Die eine Zelle, das Ei, hat sich in zwei Zellen, die beiden primären Furchungskugeln, geteilt.

Wir sind damit bei der Teilung der Zellsubstanz angelangt, die sich parallel mit der Kernteilung vollzieht, und die ich nur deshalb nicht in einem besonderen Abschnitt, sondern hier anschließend bespreche, weil sich an meinen Präparaten nur sehr wenig über dieselbe ermitteln läßt.

Wie van Beneden schon in seinem großen Werk hervorgehoben hat, geschieht die Teilung der Zellsubstanz durch einen zweifachen Vorgang: eine seichte, ringförmige Einschnürung der Zellenoberfläche und eine diesen Ring ausfüllende Differenzierung der Zellsubstanz, die sog. Zellplatte.

Nach meinen Erfahrungen ist die Zellplatte das Primäre, also vor dem Auftreten der Einschnürung vorhanden und in ihren ersten Spuren stets schon auf dem Stadium der fertigen Äquatorialplatte sichtbar. So erkennen wir dieselbe bereits ganz deutlich in Fig. 44 a als eine ebene, schwer näher zu bezeichnende Differenzierung der Zellsubstanz, welche sich von der Peripherie der Chromatinplatte bis an die Oberfläche des Eies erstreckt und demnach, gerade wie die Kernplatte, von beiden Centrosomen gleich weit absteht.

Wie und aus welcher Substanz des Zellkörpers die Platte gebildet wird, darüber konnte ich zu keinem sicheren Resultat gelangen. Ich habe schon oben bei Besprechung der Polstrahlung erwähnt, daß sich an einem Teil meiner Präparate die Archoplasmafibrillen, welche sich zunächst an die Spindelfasern anschließen, bis in die Äquatorialebene verfolgen lassen, wo sie mit

denen der anderen Seite unter einem nach außen immer spitzeren Winkel zusammentreffen und dadurch die Ebene, in welcher die Zellplatte zur Ausbildung kommen soll, anzeigen. Allein in die Bildung der Scheidewand gehen dieselben offenbar nicht ein. Es läßt sich dies daraus schließen, daß in allen jenen Präparaten, in denen die Zellstrukturen mit Ausnahme des Archoplasmas zerstört sind, die Zellplatte nur in Spuren oder gar nicht nachgewiesen werden kann, während dieselbe in gleichalterigen Eiern, in denen das schwammige Gerüstwerk der Zellsubstanz sich erhalten hat, stets aufs deutlichste hervortritt. Ich habe aus diesem Grunde zur Illustrierung des Teilungsvorganges (Fig. 65, 67, 69) Präparate der letzteren Art ausgewählt; einer feineren Analyse entzieht sich die Struktur der Scheidewand allerdings auch hier. Immerhin glaube ich es als wahrscheinlich bezeichnen zu dürfen, daß sich die Platte aus dem protoplasmatischen Fadenwerk differenziert, um so mehr als dieselbe in ihrer definitiven Form nichts anderes ist als ein Stück Zellmembran, welche Bildung man ja mit Grund als eine verdichtete Rindenschicht des Zellretikulums betrachtet.

Während sich die chromatische Äquatorialplatte in zwei nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderrückende Tochterplatten spaltet, behält die Zellplatte ihre Lage bei und zeigt nun in jenem Bereich, der früher von den chromatischen Elementen eingenommen wurde, eine annähernd zirkuläre Unterbrechung, die jetzt von den „Verbindungsfasern" durchzogen wird (Fig. 67, 69). Diese Öffnung wird allmählich von der Peripherie gegen das Zentrum zu geschlossen, indem die Zellsubstanz von den Seiten her gegen die Spindelachse vordringt und die Zellplatte entsprechend wächst. Bei diesem Vorgang wird, wie auch van Beneden und Neyt (14) konstatiert haben (pag. 74), der Strang der Verbindungsfasern, der anfangs in Form eines Cylinders sich von einer Tochterplatte zur andern erstreckt, in seinem mittleren Abschnitt immer stärker eingeschnürt und gewinnt dadurch die Form zweier Kegelstümpfe, die mit ihren kleinen Endflächen in der Äquatorialebene zusammenstoßen und hier kontinuierlich ineinander übergehen. Solange noch ein Rest der allmählich verschwindenden Verbindungsfasern die Äquatorialebene passiert, ist in diesem Bereich die Zellplatte unterbrochen.

Das Erscheinen der Einschnürung, deren Anteil an der Zerlegung des Zellkörpers im Vergleich zu dem der Zellplatte sehr zurücktritt, ist nach meinen Präparaten zeitlich sehr variabel. In

seltenen Fällen ist dieselbe schon auf dem Stadium der Aquatorialplatte vorhanden (Fig. 44 a), in anderen Eiern dagegen läßt sich noch zu einer Zeit, wo die beiden Tochterplatten bereits beträchtlich voneinander entfernt sind, keine Andeutung derselben erkennen (Fig. 80 b, Taf. IV). Es scheint die Regel zu sein, daß die Einschnürung zunächst einseitig auftritt (Fig. 65, 67); fällt die Spindelachse nicht in einen Durchmesser des Eies, so zeigt sich die Einbuchtung zuerst an jenem Teil der Oberfläche, welcher (in der Äquatorialebene) der Spindelachse am nächsten steht (Fig. 67). Die Ebene, welche den Grund der im optischen Schnitt meist ziemlich scharf winkelig einspringenden Furche enthält, fällt stets genau mit der Äquatorialebene der Spindel zusammen, der Scheitel des Winkels findet sich also ringsum an jener Stelle, wo die Zellplatte die Oberfläche berührt.

Im Anfang geht die homogene, deutlich doppelt konturierte Membran des Eies in dem Winkel der Einschnürung kontinuierlich von der einen Hälfte des sich teilenden Eikörpers auf die andere über und setzt sich gegen die Zellplatte scharf ab. Allmählich aber ändert sich dieses Verhalten. Die Scheidewand wird dichter, die körnig-retikulierte Platte geht in eine homogene Lamelle über, die entweder von Anfang an doppelt ist oder sich später verdoppelt, und nun setzt sich jede dieser beiden einander bis zur Berührung angeschmiegten Membranen kontinuierlich in die eine Hälfte der ursprünglichen Eimembran fort (Fig. 71). Damit ist die Zellteilung vollendet.

Wenn ich auch den vorstehenden Beobachtungen über das Zustandekommen der Zellteilung keinerlei Angaben hinzufügen kann über die Kräfte, welche diese Zerlegung bewirken, so scheint mir doch wenigstens das Eine mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden zu können, daß die Teilung der Zellsubstanz in irgend welcher Weise von den beiden Centrosomen abhängig ist. Giebt sich ein solcher Einfluß dieser Zentren auf die Zerlegung des Zellkörpers besonders klar in jenen unten zu betrachtenden pathologischen Fällen zu erkennen, wo mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind, so spricht sich derselbe doch auch schon in dem normalen Verlauf der Teilung recht deutlich aus, darin nämlich, daß die Teilungsebene stets genau die Verbindungslinie der beiden Zentralkörperchen senkrecht halbiert. Diese Körperchen mögen im übrigen liegen, wie sie wollen, ob gleich weit von der Eioberfläche entfernt, oder, wie es allerdings viel seltener vorkommt, in sehr verschiedenen Abständen von derselben, stets kommt die Zell-

platte in der Mitte zwischen beiden zur Ausbildung und in der gleichen Ebene schneidet die teilende Furche ein. Im ersteren Fall werden die beiden Tochterzellen von gleicher Größe, im letzteren steht die eine der anderen um so mehr an Volumen nach, je mehr das zugehörige Centrosoma in der fertigen Spindel der Eioberfläche benachbart war. Die Lage der beiden Zentralkörperchen ist also ausschlaggebend für die Größe der zu bildenden Tochterzellen und somit eine dynamische Beziehung dieser Gebilde zur Teilung des Zellkörpers nicht zu verkennen.

Solange über die Art dieses Einflusses keine bestimmten Aufschlüsse zu erlangen sind, wird man sich mit der allgemeinen Vorstellung begnügen müssen, daß jedes in einer Zelle vorhandene Centrosoma in einem gewissen Umkreis eine nicht näher zu bestimmende Herrschaft über das Protoplasma ausübt. Sind zwei solche Zentren vorhanden, so müssen dieselben in dem zwischen ihnen gelegenen Bereich der Zelle einander entgegenwirken und ihre Gebiete gegenseitig längs einer Fläche beschränken, in der jeder Punkt von beiden Seiten mit gleicher Stärke beeinflußt wird; besitzen die beiden Centrosomen gleiche Kraft, so muß diese Fläche zu einer Ebene werden, welche auf der Verbindungslinie der beiden Körperchen in deren Mitte senkrecht steht. Bei der Teilung des Eies wäre dieser spezielle Fall gegeben, und dem entspricht es ja auch, daß aus den Erscheinungen der Kernteilung gleiche Kraft für beide Zentralkörperchen gefolgert werden muß.

VI. Die Kerne der beiden primären Furchungskugeln.

Von der Auflösung der beiden Geschlechtskerne an beschränkten sich, wie wir im vorigen Abschnitt gesehen haben, die sichtbaren Lebensäußerungen der im befruchteten Ei vorhandenen zwei väterlichen und zwei mütterlichen Kernelemente lediglich auf den Zerfall eines jeden dieser vier schleifenförmig gestalteten Körper in zwei halb so große Tochterschleifen. Alle Bewegungen, welche sich an den Elementen, sei es vor, sei es nach ihrer Teilung, zeigten und welche zur Anordnung derselben in der Äquatorialplatte und zur Verteilung ihrer Hälften auf zwei nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderweichende Tochterplatten führten, sie waren, wie ich hinlänglich bewiesen zu haben glaube, aus-

schließlich hervorgerufen durch die Thätigkeit der beiden Archoplasmasysteme.

Der eigentliche Kernteilungsvorgang, welcher in der Sonderung der chromatischen Elemente in zwei getrennte Gruppen besteht, ist demnach nicht ein aktiver Prozeß des Mutterkerns oder seiner einzelnen chromatischen Elemente, sondern passiv hervorgerufen durch die Thätigkeit gewisser Organe des Zellkörpers, welche diese Elemente in gesetzmäßiger Weise bewegen; der Kern — wenn dieser Begriff während des Teilungsvorganges aufrecht erhalten werden darf — teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.

Eine selbständige Bewegung der chromatischen Elemente, d. h. der zwei Gruppen von je vier Tochterelementen, zeigt sich erst wieder in jenen Vorgängen, welche zur Bildung zweier neuer ruhender Kerne führen: in den Erscheinungen der „Kernrekonstruktion“. Dieser Prozeß wird dadurch eingeleitet, daß die Tochterschleifen aus ihrem vorher sanft gebogenen Verlauf in einen geschlängelten und vielfach geknickten übergehen, wie dies aus einer Vergleichung von Fig. 65 b und Fig. 66 deutlich in die Augen springt. Die Krümmungen, welche die vier Mutterelemente (Fig. 44 b) und dementsprechend die Tochterelemente jeder Seite anfänglich (Fig. 65 b) aufweisen, bewegen sich in sehr gemäßigten Kurven; schärfere Biegungen oder Knickungen fehlen vollständig; die Schleifen machen einen steifen, wie erstarrten Eindruck. Ein ganz anderes Bild zeigt uns Figur 66, welche eine Tochterplatte, vom Pol gesehen, darstellt, auf einem Stadium, das hinsichtlich der Entfernung der beiden Platten voneinander ungefähr dem der Fig. 67 a entspricht. Der Verlauf der vier Schleifen ist ja im großen gar nicht verändert; speziell in dieser Figur erkennen wir die reguläre Sternform, wie dieselbe durch die gleichmäßig winkelige Biegung der vier Elemente und durch die Anordnung dieser Winkel im Zentrum der Platte bedingt ist. Allein unter Wahrung dieser Gesamtanordnung sind die einzelnen Schleifenabschnitte bald nach dieser, bald nach jener Seite in größeren oder kleineren Exkursionen von ihrem ursprünglich gestreckten Verlauf abgewichen; das vorher leicht gebogene Element erscheint jetzt in ganz unregelmäßiger Weise geschlängelt und geknickt.

Diese Verlaufsänderung erstreckt sich jedoch zunächst nur auf jene Abschnitte der vier Schleifen, welche in der Tochterplatte selbst liegen, wogegen die auf Kosten der früheren End-

anschwellungen entstandenen, nach dem Äquator ziehenden sekundären Schleifenenden ihren geraden Verlauf bewahren. Weiterhin ist zu bemerken, daß die ersten Biegungen und Knickungen ausschließlich in der Fläche der Platte zustandekommen, nicht etwa über dieselbe herausragen, woher es kommt, daß dieselben bei genau seitlicher Ansicht der Teilungsfigur sich gar nicht bemerkbar machen. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die Schleifen, da mit ihrer Krümmung nicht eine entsprechende Verlängerung einhergeht, auf einen engeren Bereich zusammenrücken, womit eine allmähliche Verkleinerung des Umfangs der Tochterplatten verbunden sein muß, auf welche schon im vorigen Abschnitt hingewiesen worden ist.

Ein zweites Moment, welches als Einleitung zur Kernrekonstruktion aufzuführen ist, besteht in einer an den Kernfäden wahrnehmbaren Strukturveränderung, die, soweit ich sie an meinen Präparaten erkennen kann, nicht genau parallel mit der beschriebenen Verlaufsänderung zur Ausbildung zu kommen scheint. Schon in den in Fig. 65 b dargestellten, vor kurzem erst von ihren Schwesterhälften getrennten Tochterschleifen zeigt sich dieser Umbildungsprozeß, darin bestehend, daß die mittleren, verdünnten Fadenabschnitte durch ein in ziemlich gleichmäßigen Abständen erfolgendes Auftreten schmaler, schwächer färbbarer Partieen wie segmentiert erscheinen, eine Struktur, von der — an meinen Präparaten wenigstens — auf den vorhergehenden Stadien nichts zu erkennen ist. Ob die Segmentierung darin ihren Grund hat, daß sich der Faden von Strecke zu Strecke einschnürt, oder ob die geringere Tinktionsfähigkeit der Unterbrechungsstellen auf einer Retraktion des färbbaren Schleifenbestandteils aus diesen Abschnitten beruht, darüber vermag ich mir kein sicheres Urteil zu bilden; vielleicht spielen diese beiden Möglichkeiten eine Rolle.

Während die eben beschriebene Figur lehrt, daß das Auftreten der Gliederung der Kernfäden schon zu einer Zeit erfolgen kann, wo dieselben noch ihren gestreckten Verlauf bewahren, zeigen andere Präparate mit bereits geschlängelten Tochterschleifen von dieser Struktur noch keine Andeutung, eine Verschiedenheit, die jedoch, wie ich nicht unerwähnt lassen will, durch eine verschiedenartige Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit veranlaßt sein mag, wobei noch der Umstand Berücksichtigung verdient, daß die Segmentierung an der nur leicht gebogenen Schleife viel deutlicher hervortreten muß als an der vielfach gekrümmten und geknickten.

Wie in Fig. 65 b, so sehen wir auch in Fig. 66 die Gliederung auf die mittleren Fadenabschnitte beschränkt, während die in letzterer Figur bereits etwas gedehnten Endanschwellungen noch vollkommen homogen erscheinen.

Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium der Kernrekonstruktion ist in Fig. 67 b zu erkennen, welche die beiden Tochterplatten des in a gezeichneten Eies bei polarer Ansicht darstellt. Die vier Kernfäden haben sich, im Vergleich zu Fig. 66, in noch dichtere, unregelmäßigere Windungen gelegt, und als Folge davon zeigt sich, daß sowohl verschiedene Abschnitte einer und derselben Schleife, als auch einzelne Punkte benachbarter Schleifen einander fast bis zu direkter Anlagerung nahe gekommen sind. In beiden Tochterplatten ist auf diese Weise jede Schleife mit ihren beiden Nachbarschleifen mindestens in e i n e m Punkt in einer sogleich näher zu bezeichnenden Weise in Kontakt getreten.

Ein weiterer Fortschritt zeigt sich in einer schärferen Ausprägung der Gliederung der Kernfäden, indem die einzelnen Segmente sich von der ursprünglichen — wenigstens im mittleren Bereich der Schleife — gleichmäßig cylindrischen Form emanizipieren und unregelmäßige Gestalt gewinnen, während die Verbindungen zwischen denselben sich mehr und mehr zu zarten Brücken ausziehen.

Die in diesem Formenwechsel sich aussprechende selbständige Bewegung der einzelnen Fadensegmente führt nun zu einem dritten, sehr wesentlichen Moment der Kernrekonstruktion: zur Bildung zarter Fortsätze, welche seitlich aus den einzelnen Knoten der Kernfäden hervorsprossen. Die ersten Spuren dieser Ausläufer, wie sie in Fig. 67 b zu erkennen sind, finden sich ausschließlich an jenen Stellen, wo zwei Abschnitte, sei es einer und derselben Schleife, sei es zweier verschiedener Schleifen, einander fast bis zur Berührung genähert sind, und zwar in Gestalt feiner Brücken, welche diese benachbarten Teile in eine, soweit die mikroskopische Analyse reicht, kontinuierliche Verbindung miteinander bringen. Es scheint demnach, daß die Annäherung zweier Schleifenabschnitte die einander bis zu einem gewissen Grade nahe gerückten Segmente zur Bildung der Fortsätze anregt, und daß diese nun, einander entgegenwachsend, sich vereinigen. Besonders die links gezeichnete Tochterplatte der Fig. 67 b läßt die in Rede stehenden Verbindungsbrücken der Schleifenknoten, die ich zur Unterscheidung von den ursprünglichen, in der Kontinuität der einzelnen

Schleifen gelegenen Brücken als sekundäre bezeichnen will, sowohl zwischen einzelnen Abschnitten der gleichen, als auch benachbarter Schleifen deutlich erkennen. Durch die letzteren Verbindungen sind die zentralen Abschnitte der vier Elemente zu einem geschlossenen, in vielfachen Windungen und Knickungen verlaufenden Ring vereinigt, dem die acht Schleifenenden in Gestalt radialer Fortsätze anhängen. Damit ist in primitivster Form ein „Kerngerüst“ (zunächst ohne jede Spur einer Vakuole) hergestellt, aus welchem schon auf dem vorliegenden Stadium die vier Elemente nicht mehr ganz leicht, wenn auch noch mit voller Sicherheit, herauszuerkennen sind. Schon auf wenig späteren Stadien ist eine solche Analyse nicht mehr möglich, und es ist mir, wenn ich dieselbe doch versuchen, d. h. zu den acht Schleifenenden aus dem zentralen Gerüst die zugehörigen mittleren Abschnitte heraussuchen wollte, öfter begegnet, daß ich bald zu dieser, bald zu einer anderen Gruppierung gelangte.

Ein solches, nicht mehr mit Sicherheit zu analysierendes Bild ist in Fig. 68 dargestellt. Die einzelnen Segmente, in welche die mittleren Abschnitte der vier Schleifen sich gegliedert haben, sind dadurch, daß die Verbindungsbrücken zwischen denselben zu sehr zarten Fädchen reduziert sind, viel schärfer als in der vorher beschriebenen Figur voneinander abgesetzt, die Ausbildung der sekundären Verbindungen zwischen den einzelnen Schleifenknoten hat beträchtliche Fortschritte gemacht; primäre und sekundäre Verbindungsbrücken sind, wo nicht die Lage eines Abschnittes hierüber Aufschluß gewährt, nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Im Vergleich zu Fig. 67b ist der Gegensatz zwischen den zentralen Schleifenabschnitten und den Schleifenenden ein schärferer geworden, indem die ersteren untereinander zu einem, wenigstens scheinbar einheitlichen Gebilde verschmolzen sind, das sich als eine mehr oder weniger kreisförmige, aus ziemlich gleichmäßig verteilten Körnern zusammengesetzte Scheibe darstellt, wogegen die Enden ihre ursprüngliche Gestaltung und Isoliertheit sich annähernd bewahrt haben.

Den hiermit erreichten Zustand sehen wir noch etwas weiter ausgebildet in der Tochterplatte der Fig. 69b, in welcher außer den acht radialen Fortsätzen nichts mehr an die Entstehung aus den vier Schleifen erinnert. Die zentralen Abschnitte der Elemente haben sich dermaßen in Körner mit verbindenden Brücken aufgelöst und sind so vielfach miteinander in Verbindung getreten, daß in dem hierdurch gebildeten knotigen Netzwerk der Anteil, den

jede Schleife an demselben hat, unmöglich mehr nachgewiesen werden kann. Auf dem in dieser Figur erreichten Stadium zeigen sich nun auch an den isolierten Schleifenenden die ersten Spuren der Segmentierung, gerade in derselben Weise, wie wir dieselbe auf früheren Stadien an den mittleren Abschnitten konstatieren konnten. Es besteht demnach, wie sich hieraus erkennen läßt und weiterhin noch deutlicher wird, in den Umbildungen, welche die verschiedenen Schleifenabschnitte erleiden, nicht ein faktischer Unterschied, sondern nur eine zeitliche Differenz, derart, daß die Enden gegen die zentralen Abschnitte mehr oder weniger im Rückstand sind, ein Verhältnis, das schon in der verspäteten Teilung und Trennung der Schleifenenden zum Ausdruck kam und darin wohl seine Ursache hat.

Wie die in Fig. 69a dargestellte seitliche Ansicht der soeben besprochenen Kernfigur lehrt, ist auch auf diesem Stadium das chromatische Gerüst noch durchaus flächenhaft — ausschließlich in der Fläche der Tochterplatte — entwickelt, also noch als reines Netzwerk. Von einer Abgrenzung der chromatischen Figur gegen das umgebende Protoplasma, von einer Kernmembran oder auch nur einem lichteren Hof um das Chromatinnetz oder seine Ausläufer ist noch keine Spur nachweisbar.

Die ersten Andeutungen einer Membran beobachtete ich auf Stadien, wie ein solches in Fig. 70 dargestellt ist. Der Kern ist nicht bei rein polarer, sondern bei etwas schräger Ansicht gezeichnet, um einen Teil der Schleifenenden der Länge nach sichtbar zu machen. Die Fortschritte, welche dieses Bild gegenüber der Fig. 69 erkennen läßt, bestehen einerseits in einer schärferen Gliederung der Schleifenenden, andererseits in einer Verfeinerung des zentralen Netzes, indem an Stelle der früher groben Knotenpunkte nun etwa die doppelte Zahl entsprechend kleinerer vorhanden ist. Die Umbildung der chromatischen Elemente in das zarte Gerüst des ruhenden Kerns wird demnach dadurch weitergeführt, daß die ursprünglich groben Glieder der einzelnen Schleifen sich in feinere spalten, die nun abermals durch Fortsätze mit den benachbarten in Verbindung treten.

Die Kernmembran zeigt sich im optischen Schnitt als eine äußerst zarte Linie, die sich, soweit sie sichtbar ist, den Umrissen der chromatischen Figur aufs innigste anschmiegt. Der Hohlraum, den sie umschließt, besitzt also die Gestalt einer mehr oder weniger kreisförmigen, gegen das Centrosoma leicht konkav gewölbten Scheibe, von deren Peripherie, meist scharf winkelig abbiegend,

und gegen den Schwesterkern hinweisend, bis zu acht fingerförmige Fortsätze entspringen.

Außer den chromatischen Elementen wird, soweit man sehen kann, kein geformter Bestandteil der Zelle in das Kernbläschen aufgenommen. Die Spindelfasern lassen sich zwar auf Stadien, wie das eben beschriebene, nicht selten bis an die äußerste Fläche des ihnen zugekehrten Teils der Kernmembran verfolgen; hier aber finden sie stets ihr Ende.

Deutlich ausgebildet finden wir die Kernmembran in Fig. 71, welche in a die beiden Tochterkerne bei seitlicher Ansicht, in b den einen derselben von der Fläche gesehen darstellt. Da der Winkel, unter welchem die Mehrzahl der fingerförmigen Fortsätze von dem zentralen Bläschen abbiegen, nahezu ein rechter ist, treten diese Ausbuchtungen bei der Betrachtung des Bläschens von der Fläche nur als stumpfe Höcker oder gar nicht hervor.

Als wesentlichste Weiterbildung ist an dieser Figur hervorzuheben, daß die Knoten des Chromatinnetzes, die auf den bisher betrachteten Stadien alle in einer Fläche ausgebreitet waren, sich in der Weise gegeneinander verschoben haben, daß sie nun etwa in zwei Schichten übereinander liegen, wobei das Kernbläschen ungefähr auf das Doppelte seiner ursprünglichen Dicke angewachsen ist. Mit der Verschiebung der Chromatinkörner wird die Ausbildung neuer Verbindungsbrücken zwischen bisher nur mittelbar verbundenen Knotenpunkten möglich, und damit vollzieht sich der Übergang des bisher flächenhaft ausgebildeten Netzes in ein körperliches Gerüst, das lediglich seine klumpigen Knotenpunkte — unter allmählicher Vergrößerung der Vakuole — in feine Bälkchen auszuziehen braucht, um sich in das typische Chromatinretikulum eines ruhenden Kerns zu verwandeln.

Die Schleifenenden, soweit sie in den Ausstülpungen der Kernmembran verlaufen, haben sich bereits in ein sehr feines und dichtes Gerüstwerk aufgelöst und sind damit, während wir sie bisher den zentralen Abschnitten gegenüber stets im Rückstand gefunden haben, diesen vorausgeeilt.

Die beiden nächsten Figuren (73 u. 74) zeigen uns die weiteren Umbildungen des Kerns bis zu jenem Zustand, von dem aus die folgenden Veränderungen bereits die Einleitung zur nächsten Teilung darstellen. In Fig. 73, auf deren Besonderheiten ich unten zu sprechen komme, sehen wir das vorher knotige Retikulum zu einem feinfädigen Maschenwerk ausgedehnt, welches den Kernraum in ziemlich gleichmäßiger Verteilung durchsetzt, jedoch bereits

auf diesem Stadium da, wo es die Kernmembran berührt, eine gewisse Verdichtung aufweist. Das hierin sich äußernde, bereits bei der Ausbildung von Ei- und Spermakern konstatierte Bestreben der chromatischen Substanz, sich gegen die Membran hin zurückzuziehen, hat seinen Höhepunkt erreicht in Fig. 74, welche die beiden primären Furchungskerne nach Erreichung ihren definitiven Größe und Form darstellt. Immerhin wird auch in dieser Figur der Binnenraum des Bläschens noch von vielen Gerüstfäden durchzogen.

Sobald der Kern infolge der Auflockerung des Chromatingerüsts etwas durchsichtiger geworden ist, machen sich in wechselnder Zahl achromatische Nukleolen bemerkbar, deren Herkunft ich nicht ermitteln konnte.

In Bezug auf die Formveränderungen, welche der Kern bei seinem Wachstum erleidet, ist in erster Linie hervorzuheben, daß die fingerförmigen Fortsätze der Vakuole, welche die gerüstförmig umgewandelten Schleifenenden umschließen, sich erhalten. Das zentrale Kernbläschen, welches bei seiner Entstehung genau die Form der Chromatinplatte nachahmte, giebt bei seinem Wachstum die hierdurch bedingte bedeutende Differenz zwischen seinem Breiten- und Dickendurchmesser allmählich auf und geht in eine Form über, die sich annähernd als die eines abgeplatteten Rotationsellipsoids bezeichnen läßt, dessen Achse der Spindelachse entspricht. Nicht selten besitzt das Bläschen die Gestalt einer bikonvexen Linse, deren äußere, dem Centrosoma zugekehrte Fläche dann in der Regel viel stärker gekrümmt ist als die entgegengesetzte. Wo die beiden Flächen ineinander übergehen, da entspringen die Ausstülpungen der Vakuole, welche jetzt weit schärfer als früher von dem zentralen Raum abgesetzt sind und sich meist leicht gebogen gegen die andere Zelle hin krümmen.

Nachdem wir hiermit die Schicksale der vier Tochterelemente bis zu dem Zustand des sog. ruhenden Kerns verfolgt haben, erübrigt noch: 1. gewisser Variationen dieses Entwickelungsprozesses und ihrer Ursachen zu gedenken, und 2. die zeitlichen Beziehungen der Kernrekonstruktion zu anderen Vorgängen im Zellkörper ins Auge zu fassen.

In ersterer Hinsicht mag zunächst darauf hingewiesen werden, wie sich durch alle Stadien der Kernausbildung hindurch bis zum fertigen ruhenden Kern die im vorigen Abschnitt eingehend besprochene, durch den Teilungsprozeß geschaffene Gestaltung der einer jeden Tochterzelle zugeteilten Chromatingruppe geltend macht,

in der Weise, daß das zentrale Kernbläschen den mittleren Abschnitten der vier Schleifen, welche in der Tochterplatte selbst verlaufen, entspricht, während die von der Peripherie des Bläschens ausgehenden fingerförmigen Fortsätze den gegen den Äquator abschwenkenden sekundären Schleifenenden ihre Entstehung verdanken. Wie wir nun in dem Verhalten dieser Enden bei der Teilung eine gewisse Mannigfaltigkeit erkennen konnten, so macht sich — und zwar in direkter Abhängigkeit hiervon — eine solche Variabilität auch in der Gestaltung der beiden Tochterkerne bemerklich. Je länger zwei Schleifenenden miteinander in Verbindung bleiben, je länger dieselben also infolgedessen ausgezogen werden, um so länger wird auch der Kernfortsatz; trennen sich dagegen die Enden zweier Schwesterschleifen schon frühzeitig, so daß sie entweder vollständig in die Platte aufgenommen werden oder nur als kurze Zapfen aus derselben hervorragen, so fehlt auch die Ausbuchtung des Kerns vollständig oder sie ist nur in Gestalt eines kleinen Höckers angedeutet. Da nun in den meisten Teilungsfiguren sich wenigstens einige Schleifenenden schon sehr frühzeitig voneinander lösen, so finden sich dementsprechend auch nur selten Tochterkerne mit acht wohl ausgebildeten Fortsätzen, sondern in den meisten Fällen zeigen sich deren nur fünf oder sechs scharf hervortretend, während die übrigen Schleifenenden sich durch ganz kleine Ausbuchtungen oder gar nicht bemerkbar machen. In ganz wenigen Fällen beobachtete ich sogar vollkommen abgerundete ruhende Kerne ohne alle Aussackungen der Membran, und diese müssen wohl aus Teilungsfiguren abgeleitet werden, in denen sich die Enden der vier Schleifen gleich anfangs sämtlich von denen der Schwesterelemente getrennt haben, wie ein solcher Fall in Fig. 79 dargestellt ist. Aus der völlig symmetrischen Anordnung der beiden Tochtergruppen in der Teilungsfigur erklärt es sich, daß auch die beiden ausgebildeten Tochterkerne stets im wesentlichen symmetrisch gestaltet sind.

Die Verschiedenheit, die wir in der Zahl und Ausbildung der Kernfortsätze kennen gelernt haben, stellt es außer Zweifel, daß die durch dieselben bedingte eigentümliche Form, die wir an den meisten Kernen der beiden primären Furchungskugeln wahrnehmen, für den Kern selbst gänzlich bedeutungslos ist, und diese Erkenntnis führt uns zu dem nicht unwichtigen allgemeinen Satz: Es können sich am Kern Gestaltungsverhältnisse zeigen und durch die ganze Dauer seines Bestehens sich erhalten, die mit seiner Funktion gar nichts zu thun haben, sondern lediglich Folge sind

einer durch den Teilungsprozeß geschaffenen Gruppierung der den Kern erzeugenden Elemente — einer Gruppierung, die bestehen bleibt, weil die Ausbildung und Funktion des Kerns ihre Beseitigung nicht erheischt.

Der zweite oben namhaft gemachte Punkt, welcher hier noch einer Besprechung bedarf, betrifft die Frage, in welchem zeitlichen Verhältnis die einzelnen Phasen der Kernrekonstruktion zu der Trennung und Entfernung der beiden Chromatingruppen stehen. Fig. 67, in welcher die vier Tochterelemente jeder Seite bereits stark gekrümmt und durch die ersten Ausläufer miteinander in Verbindung getreten sind, zeigt den Teilungsprozeß noch auf einem relativ frühen Stadium; die beiden Tochterplatten müssen noch einen weiten Weg zurücklegen, bis sie ihre definitive Entfernung voneinander, die etwa aus Fig. 79 und 80 b zu ersehen ist, erreicht haben. Auch in Fig. 69 sind die beiden Chromatingruppen, welche hier in ihrem zentralen Bereich schon zu einem Netzwerk umgewandelt sind, offenbar noch in passiver Bewegung begriffen. Die Kernrekonstruktion beginnt also nach diesen beiden Figuren, die sich gut aneinander anschließen, schon während des Teilungsvorganges und schreitet, noch ehe dieser Prozeß beendet ist, ziemlich weit vor.

Allein dem in den beiden genannten Figuren konstatierten Verhalten kommt eine allgemeine Gültigkeit nicht zu. Zwischen der Entwickelungsstufe, auf der die chromatischen Elemente in ihrer Umbildung zum Kerngerüst zu einer bestimmten Zeit angelangt sind, und dem Punkt, den dieselben zur gleichen Zeit in ihrer Entfernung von den Schwesterhälften erreicht haben, besteht durchaus keine bestimmte Korrelation. Ich habe Tochterplatten von der Ausbildung der in Fig. 67 b dargestellten beobachtet, die kaum weiter voneinander entfernt waren als die der Fig. 65 a. Umgekehrt kamen mir, wenn auch selten, Fälle vor (Fig. 80), in denen auf einem späteren Teilungsstadium, als Fig. 69 a es zeigt, die einzelnen Schleifen kaum irgend welche Anzeichen einer Umbildung im Sinne der Kernrekonstruktion erkennen ließen. Erinnern wir uns hier, daß auch die Teilung der vier Mutterelemente in manchen Fällen schon während der Spindelentstehung hervortritt (Fig. 57), während sie in der Regel erst an den bereits zur Äquatorialplatte angeordneten Schleifen sich zeigt, so ergiebt sich ganz allgemein, daß einem bestimmten Formzustand, den die chromatischen Elemente während der Karyokinese durchlaufen, nicht ein bestimmter Moment in den Ortsveränderungen derselben ent-

spricht, sondern daß diese beiden Vorgänge innerhalb gewisser Grenzen gegeneinander verschoben sein können. Darin liegt ein neues schlagendes Argument für den schon aus der Betrachtung der Teilungsmechanik gezogenen Schluß, daß an dem karyokinetischen Prozeß zwei Vorgänge von ganz verschiedener Natur scharf unterschieden werden müssen. Der eine besteht in einer aktiven Thätigkeit der Kernteile: in der Kontraktion des Kerngerüsts in solide Körper, in der Teilung dieser Körper und in der Umbildung ihrer Hälften in ein neues Gerüst. Der andere beruht auf der Thätigkeit der beiden Archoplasmakugeln, welche die Kernelemente in bestimmter Weise bewegen und gruppieren. Beide Prozesse greifen in der Weise ineinander, daß die Tochterelemente zur Zeit, wo sie in den Zustand des ruhenden Kerns übergehen, so in zwei Gruppen gesondert sind, daß sie nun zur Bildung zweier vollkommen voneinander getrennter Kerne Veranlassung geben, wobei von den beiden Hälften eines Mutterelements jedes einem anderen der beiden Kerne zu teil wird.

Soll dieses Resultat mit Sicherheit erreicht werden, so muß 1. jedes Mutterelement mit beiden Polen verbunden sein, ehe seine beiden Hälften sich vollkommen voneinander gelöst haben und ehe die beiden Archoplasmasysteme auseinanderweichen; 2. die Thätigkeit der achromatischen Figur muß zu einer Sonderung der Elemente in zwei Gruppen geführt haben, bevor die Kernrekonstruktion eingetreten ist.

Die oben betrachteten Variationen lehren, daß diese Bedingungen erfüllt werden können, ohne daß der in einem bestimmten Moment aktiv erreichte Zustand der Kernelemente genau mit einem bestimmten Punkt in der passiven Bewegung derselben zusammenfällt. Geht jedoch diese Verschiebung über gewisse Grenzen hinaus, so muß sie zu pathologischen Erscheinungen führen, und in der That scheint es mir, daß eine große Zahl der bekannten pathologischen Teilungsfiguren in dieser Weise erklärt werden muß.

Ohne an dieser Stelle näher auf diese interessante Frage eingehen zu wollen, möchte ich nur auf zwei Fälle kurz hinweisen, welche als Übergangsformen vom normalen zu einem pathologischen Verlauf sehr demonstrativ sind. Der eine, welcher in Fig. 84a dargestellt ist, hat schon im vorigen Abschnitt eine ausführliche Besprechung gefunden. Wie schon dort erwähnt, ist diese abnorme Teilungsfigur wohl ohne Zweifel so zu erklären, daß infolge einer sehr frühzeitigen Spaltung der chromatischen Elemente das Aus-

einanderweichen der beiden Archoplasmasysteme schon begonnen hat, bevor alle Schleifen beiderseits in ganzer Länge von Spindelfasern besetzt waren. Ist für diese Figur wenigstens noch die Möglichkeit zuzugeben, daß sie zur Bildung zweier normaler Tochterkerne geführt hätte, so wäre ein pathologischer Verlauf dann unzweifelhaft, wenn z. B. die spärliche, nur durch drei Fibrillen vermittelte Verbindung zwischen der Schleife II a und dem oberen Pol vollständig fehlte. Denn dann würde diese Schleife mit ihrem Schwesterelement gegen den unteren Pol geführt und dem hier entstehenden Kern zu teil werden, der demnach aus fünf Elementen sich aufbauen würde, während der andere bloß drei enthielte.

Das zweite, an der Grenze des Pathologischen stehende Ei ist in Fig. 73 gezeichnet. Die beiden primären Furchungskugeln sind in typischer Weise gebildet, jede mit einem bereits ziemlich großen ruhenden Kern ausgestattet. Abnorm ist an dieser Figur nur das Eine, daß die beiden Kerne durch zum Teil sehr feine, zum Teil stärkere Brücken miteinander in Verbindung stehen, von denen in der Figur nur zwei im optischen Schnitt gezeichnet sind, deren aber im ganzen sechs vorhanden sind. Diese Brücken sind Röhren, deren Wandung kontinuierlich in die Membran der beiden Kerne übergeht, und deren Hohlraum von einem sehr zarten chromatischen Retikulum erfüllt ist. Sie durchbohren die trennende Scheidewand zwischen den beiden Zellen und lassen an dieser Stelle nicht die geringste Unterbrechung, sei es des Hohlraums, sei es des Chromatingerüsts, wahrnehmen, vermitteln also, wie es scheint, eine vollkommen offene Kommunikation zwischen den beiden Kernräumen und setzen das Gerüst des einen Kerns mit dem des anderen in kontinuierliche Verbindung.

Eine Erklärung dieses eigentümlichen Verhaltens ist nach dem, was oben über die Kernrekonstruktion gesagt worden ist, kaum nötig. Die Verbindungsbrücken sind eben nichts anderes als die aus den Schleifenenden hervorgegangenen Kernfortsätze, von denen jeder an seinem Ende mit dem entsprechenden Fortsatz des anderen Kerns vereinigt ist. Diese abnorme Verbindung ist aber dadurch entstanden, daß die Kernrekonstruktion begonnen und zur Bildung einer Kernmembran geführt hat, ehe alle Schleifenenden gelöst waren, mit anderen Worten dadurch, daß die bewegende Thätigkeit der beiden Archoplasmasysteme gegenüber der aktiven Thätigkeit der Kernelemente im Rückstand war.

Auch für diese Figur ist anzunehmen, daß die beschriebene Abnormität im weiteren Verlauf korrigiert wird; denn wenn bei

der Vorbereitung zur nächsten Teilung die Kerne sich auflösen und das Gerüst eines jeden sich wieder zu vier isolierten Schleifen (siehe unten) kontrahiert, dann werden auch die Verbindungen zwischen den beiden Kernen sich lösen, und nun kann es nicht zweifelhaft sein, daß jedes Element in die Teilungsfigur derjenigen Zelle aufgenommen wird, zu der dasselbe gehört.

Immerhin aber veranschaulicht dieser Fall aufs klarste, daß nicht etwa im Kern selbst eine Tendenz liegt, sich in zwei Kerne zu teilen, daß nicht zwischen den beiden aus einer Schleife entstandenen Tochterelementen ein Bestreben, sich voneinander zu entfernen und gegeneinander abzuschließen, besteht, sondern daß einzig und allein die passiv erreichte Lage der chromatischen Elemente entscheidet, wie viele Kerne sich bilden — so viele nämlich, als Gruppen von Kernelementen geschaffen sind, deren Wirkungssphäre bei der Erzeugung der Vakuole mit der der anderen Gruppen nicht zusammentrifft. Es kann, nach dem beschriebenen Fall zu urteilen, meines Erachtens nicht zweifelhaft sein, daß, wenn die beiden Archoplasmasysteme schon auf einem Stadium, wie Fig. 67 es zeigt, ihre Thätigkeit einstellen würden, daß dann alle acht Tochterelemente sich zu einem einzigen ruhenden Kern vereinigen müßten.

Von weiterem, mehr praktischem Interesse ist die Fig. 73 für die Frage der sog. direkten Kernteilung, indem sie zeigt, daß zwei Kerne, die durch indirekte Teilung aus einem Mutterkern entstanden sind, noch im Ruhezustand miteinander in kontinuierlicher Verbindung stehen können, wodurch unter Umständen der Anschein erweckt werden könnte, als seien die beiden Kerne durch direkte Teilung gebildet worden. Es folgt daraus, daß Präparate von eingeschnürten Kernen nicht ohne weiteres im Sinne einer amitotischen Teilung gedeutet werden dürfen, auch dann nicht, wenn durch eine der Kerneinschnürung entsprechende Teilung des Zellkörpers nachgewiesen werden kann, daß es sich wirklich um eine Teilung des Kernes handelt.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Schicksalen des Kernes zurück, die derselbe nach Erreichung seiner vollen Größe erleidet und die die Vorbereitung zur nächsten Teilung bilden, so lassen sich die wesentlichen Punkte dieser Umwandlungen in folgende drei Sätze zusammenfassen:

1. Das Kerngerüst kontrahiert sich zu vier Schleifen, welche ungefähr die Form und nahezu die Größe der vier Schleifen der ersten Furchungsspindel besitzen;

2. diese Umformung führt direkt zur Bildung der vier selbständigen Schleifen; es entsteht nicht etwa zuerst ein kontinuierlicher Knäuel, aus dem dieselben erst nachträglich durch Segmentierung hervorgingen;

3. die vier Schleifen kommen annähernd in der gleichen gegenseitigen Lage zum Vorschein, welche die vier Elemente, aus denen der Kern sich aufbaute, zu einander eingenommen haben.

Die ersten Veränderungen, welche anzeigen, daß der Kern seine Ruheperiode aufgibt, bestehen darin, daß in dem chromatischen Maschenwerk, das vorher aus ziemlich gleich dicken Bälkchen gebildet war, sich gröbere Züge in vielfachen Windungen und Knickungen auf kürzere oder längere Strecke verfolgen lassen (Fig. 75). Wie vorher das Gerüst, so ziehen auch diese verdickten Stränge zum größten Teil an der Kernmembran hin. Je deutlicher dieselben hervortreten, um so spärlicher wird das zwischen ihnen noch ausgespannte Retikulum, woraus sich ergibt, daß sie auf Kosten des Gerüstes entstehen und wachsen. Wir haben es hier genau mit den gleichen Umbildungen zu thun, die vom Ei- und Spermakern ausführlich beschrieben und in Fig. 18—20 (Taf. I) abgebildet worden sind. In der Regel zeigt sich das Bestreben des Chromatingerüstes, sich zu einzelnen Strängen zusammenzuziehen, zuerst in den Kernfortsätzen, indem in jeder dieser Ausbuchtungen ein axialer Chromatinfaden auftritt, von welchem kurze Seitenästchen gegen die Membran hin ausstrahlen (Fig. 75).

Eine eingehendere Betrachtung verlangt der hiermit eingeleitete Entwickelungsgang — nach dem, was von dem entsprechenden Stadium der beiden Vorkerne mitgeteilt worden ist — erst von jenem Punkt an, wo sich die chromatische Substanz in Gestalt von vier vollkommen voneinander getrennten Zügen nachweisen läßt. Das früheste Stadium, auf welchem mir diese Analyse mit Sicherheit gelang, ist in Fig. 82 dargestellt. Die Kernvakuole zeigt sieben sehr deutlich ausgeprägte Fortsätze. Von diesen enthalten sechs je ein angeschwollenes Strangende, während der siebente, entsprechend breiter, deren zwei umschließt. Es sind also im ganzen acht Enden vorhanden, die sämtlich, genau wie die Schleifenenden bei der Rekonstruktion, in den Aussackungen der Vakuole ihre Lage haben. Von jedem dieser Enden läßt sich ein kontinuierlicher Strang zu einem der anderen Enden verfolgen;

es bestehen also vier scharf voneinander gesonderte Stränge. Daß diese nicht durch Segmentierung eines vorher einheitlichen Fadens entstanden sein können, mit anderen Worten, daß nicht die jetzigen Enden auf einem vorhergehenden Stadium paarweise miteinander verbunden waren, darüber lassen meine Präparate keinen Zweifel. Denn, wie schon oben erwähnt, sind diese freien in den Ausstülpungen der Membran gelegenen Enden schon mit voller Sicherheit zu einer Zeit erkennbar, wo in dem zentralen Bläschen noch das Gerüst besteht.

Die vier Stränge besitzen, soweit sich dies beurteilen läßt, annähernd gleiche Länge; dagegen ist ihr Verlauf ein verschiedener. Drei derselben, die mit I, II und IV bezeichneten, erstrecken sich in ziemlich starker Krümmung von einem Kernfortsatz zu einem nächst benachbarten, während der vierte (III) (auf dem kürzeren Wege gerechnet) zwei Fortsätze überspringt und demgemäß relativ gestreckt das Kernbläschen durchzieht. Im übrigen halten sich die vier Stränge in der Nähe der Kernmembran, wie aus einer Vergleichung der beiden Ansichten des Kernes hervorgeht, von denen die eine (a) denselben in der Richtung der Achse der vorausgegangenen Teilungsfigur, die andere (b) bei seitlicher Betrachtung zeigt. Der Strang III verläuft hauptsächlich an der dem Spindelpol zugekehrten Oberfläche des Bläschens, der mit IV bezeichnete an der entgegengesetzten Wandung, während die Stränge I und II an der Übergangsstelle dieser beiden Flächen hinziehen. Bemerkenswert ist endlich noch die Struktur der vier Fäden, welche in den einzelnen Abschnitten nicht unerheblich wechselt. Die Enden sind stets angeschwollen, kompakt und ziemlich glatt konturiert, in ringsum gleichem Abstand von der Membran ihres Fortsatzes umschlossen. Eine Ausnahme macht nur das eine Ende des Stranges III, das sich noch im Zustande eines groben Gerüstes befindet. Die mittleren Abschnitte sind viel dünner und vielfach in scharfen Winkeln geknickt. An den Schleifen I und II tritt diese letztere Eigentümlichkeit besonders deutlich hervor und hier stehen diese Knickungsstellen zum Teil noch durch feine Chromatinbrücken miteinander in Verbindung: die letzten spärlichen Reste des Kerngerüstes, die auch alsbald in den einfachen Hauptstrang aufgesogen sein werden.

Ein etwas weiter entwickelter Kern ist in Fig. 81 gezeichnet. Hier sind auch die letzten Spuren des gerüstförmigen Zustandes verschwunden: jeder der vier Stränge stellt sich in ganzer Ausdehnung als einfacher Faden dar. Die Kernvakuole zeigt fünf deutlich vorspringende Aussackungen, von denen jede ein Schleifen-

ende enthält. Die drei übrigen Enden wölben die Membran kaum hervor, stimmen aber darin mit den erstgenannten überein, daß sie nicht nur an der Kernmembran liegen, sondern überdies gerade in der Ebene, in welcher die Ausstülpungen entspringen. Die vier Schleifen sind noch in sehr unregelmäßiger Weise gewunden und geknickt, auch sind dieselben bedeutend länger und dünner als später in der Spindel. Im allgemeinen folgen sie in ihrem Verlauf der Kernmembran; die Schleife I ist der dem Centrosoma zugekehrten Seite der Wandung angelagert, die Schleife II berührt die entgegengesetzte Seite der Membran. Von den Schleifen III und IV verläuft der eine Schenkel an dieser, der andere an jener Fläche. Einen Unterschied von der vorher besprochenen Figur zeigt die in Rede stehende — abgesehen von der fortgeschrittenen Ausbildung der Kernfäden — darin, daß die vier Schleifen zu einer sehr regelmäßigen Sternform, etwa der Äquatorialplatte der Fig. 44 b entsprechend, angeordnet sind. Diese regelmäßige gegenseitige Lagerung ist nicht etwa als eine Weiterbildung gegenüber dem unregelmäßigen Verhalten der Fig. 82 anzusehen, vielmehr finden sich beiderlei Anordnungen und neben ihnen noch andere in allen Stadien, von dem Moment an, wo die vier Schleifen isoliert verfolgt werden können, bis zur Auflösung der Kernmembran, woraus sich ergibt, daß es sich in diesem Punkt um ganz bedeutungslose Variationen handelt, gerade wie bei den oben beschriebenen Lagerungsverschiedenheiten der vier Schleifen in der ersten Furchungsspindel.

Ein Kern, ziemlich vom gleichen Entwicklungsstadium, wie der zuletzt besprochene, ist in Fig. 76 oben bei nahezu seitlicher Ansicht gezeichnet. Er lehrt, eine wie äußerst regelmäßige Anordnung — in allerdings sehr seltenen Fällen — die Kernelemente aufweisen können: alle vier Schleifen besitzen in ihrer Mitte eine ziemlich gleich starke winkelige Hauptbiegung, und diese vier Schleifenwinkel liegen sämtlich an der dem Pol der vorhergegangenen Teilungsfigur zugekehrten Seite der Kernmembran, wo sie demnach ein — an den uns beschäftigenden Kernen nur als Ausnahme zu konstatierendes — Rabl'sches „Polfeld“ formieren. Von dieser Stelle ziehen die Schleifenschenkel, der Kernmembran folgend, im großen ganzen radienartig zu den zugehörigen Aussackungen der Kernmembran. Wie gesagt, gehört eine derartige regelmäßige Lagerung zu den größten Seltenheiten; eine Pol- und Gegenpolseite des Kerns als Folge einer bestimmten Lagerung der Schleifenwinkel und Schleifenenden, wie wir dieselbe in der zu-

letzt betrachteten Figur verwirklicht finden, lassen sich im allgemeinen nicht unterscheiden, nur insofern stimmen die meisten Figuren miteinander überein, als die Schleifenwinkel, bez. die mittelsten Abschnitte der vier Elemente sich fast stets dicht um die Achse der vorhergegangenen Teilungsfigur gruppieren, während die Enden von dieser Achse den größten Abstand innehalten.

Betrachtet man ein Bild, wie z. B. das in Fig. 81 wiedergegebene, so drängt sich, infolge der Übereinstimmung der hier wahrnehmbaren Schleifengruppierung mit jener, die in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel (Fig. 44 b) und in gleicher Weise in den folgenden Teilungsfiguren (Fig. 78) sich zu erkennen gibt, unwillkürlich die Meinung auf, daß in der vor der völligen Auflösung des Kerns erreichten Stellung der Kernelemente bereits im wesentlichen die Anordnung gegeben sei, in welcher die Elemente in der Äquatorialplatte der nächsten Spindel gruppiert sein werden; und daraus würde sich die Folgerung ergeben, daß die vier Kernelemente aus eigner Kraft, ohne die Wirkung der noch gar nicht in Aktion getretenen Archoplasmakugeln, sich zur Äquatorialplatte zusammenordnen.

Allein diese Annahme trifft nicht zu. Die Schleifengruppierung vor Auflösung des Kernbläschens und jene in der Äquatorialplatte der folgenden Teilungsfigur sind trotz ihrer Ähnlichkeit vollkommen unabhängig voneinander; die letztere geht nicht aus der ersteren hervor, sondern sie entsteht als etwas Neues, nachdem jene vorher vollständig verschwunden ist.

Es hängt dies zusammen mit der Art und Weise, in welcher die Auflösung des Kernbläschens sich vollzieht. Dieselbe geschieht nicht etwa so, daß einfach die Begrenzung der Vakuole, die Kernmembran, allmählich undeutlicher wird und schließlich durch ihr Verschwinden die Grenze von Kern und Zellsubstanz sich verwischt, sondern es geht der Auflösung der Vakuole eine sehr beträchtliche Schrumpfung derselben voraus, wie dies auch für den Ei- und Spermakern (Fig. 25, Taf. I), wenigstens in manchen Fällen, nachgewiesen werden konnte. Wie die aus der Teilung hervorgegangenen Kernelemente bei ihrer Umbildung in den gerüstförmigen Zustand die Kraft erlangen, die Zellsubstanz in einem gewissen Umkreis von sich zurückzudrängen, so scheinen sie, wenn sie in die Strangform zurückkehren, diesen Einfluß wieder zu verlieren, so daß nun die Zellsubstanz gegen den Raum, aus dem sie vorher verdrängt worden war, von neuem vordringt und von demselben Besitz ergreift. Oder auch so ließe sich sagen, daß die

Kernelemente, wenn sie sich in das Gerüst umzuwandeln beginnen, der Zellsubstanz Flüssigkeit entziehen und um sich ansammeln, und daß diese so zum Kernsaft gewordene Zellflüssigkeit nun wieder vom Cytoplasma aufgesogen wird. Geht diese Aufsaugung vor sich, noch ehe die Kernmembran gelöst ist, so muß sie zu einer Schrumpfung des noch intakten Bläschens führen, und so scheint es sich bei den uns vorliegenden Kernen zu verhalten. Der Kernraum wird (Fig. 77) fast bis auf das Volumen, welches die chromatischen Elemente beanspruchen, verkleinert, die Elemente selbst bei diesem Vorgang mehr und mehr zusammengedrängt und schließlich häufig zu einem ganz dichten Klumpen zusammengeknäuelt, aus dem nur hier und da ein freies Ende hervorragt, der aber im übrigen den Verlauf der einzelnen Schleifen zu verfolgen nicht mehr gestattet.

Erst aus dieser ganz unregelmäßigen Anordnung geht allmählich unter dem Einfluß der mittlerweile in Thätigkeit getretenen Archoplasmakugeln die regelmäßige Gruppierung der Äquatorialplatte hervor, ein Prozeß, dessen Betrachtung in den nächsten Abschnitt gehört. Daß diese neue Gruppierung der vier Schleifen aber mit jener vor der Kernauflösung nichts zu thun hat, das erhellt nun auch daraus, daß sich dieselbe in der Regel in einer zu der früheren senkrechten Richtung ausbildet, indem die Teilungsachsen der beiden primären Furchungskugeln zwar durchaus nicht immer, aber doch in der Mehrzahl der Fälle auf der des Eies senkrecht stehen.

Damit erhebt sich nun aber die Frage, welche Bedeutung denn jener so häufig zu beobachtenden regelmäßigen Gruppierung der Schleifen vor der Kernauflösung zukommt. Hat dieselbe — wie aus den vorhergegangenen Betrachtungen sich ergibt — keinen Zweck, so kann sie, meines Erachtens, nur als Nachwirkung einer früher bestandenen Anordnung, d. h. so erklärt werden, daß in ihr die Anordnung der den Kern erzeugenden Tochterelemente, die im ruhenden Kern vollkommen verschwunden war, wieder zum Vorschein kommt. Mit anderen Worten: die Übereinstimmung in der Gruppierung der Schleifen, die das Kerngerüst bilden, und jener, die aus demselben wieder hervorgehen, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß jedes der vier neu auftretenden Elemente mit einem bestimmten in der vorausgegangenen Tochterplatte morphologisch identisch ist.

Diese Hypothese von der Individualität der Kernelemente, die

zuerst durch die Untersuchungen von Rabl[1]) begründet, von mir (10) präzise formuliert und durch neue Thatsachen gestützt worden ist, soll an dieser Stelle nicht erschöpfend behandelt werden. Ich gedenke alle Momente, welche für die Entscheidung dieser Frage in Betracht zu ziehen sind, an einem anderen Orte zusammenzufügen. Dagegen scheint es mir notwendig, wenigstens kurz auf die Hypothese hinzuweisen, weil gewisse Besonderheiten der Kerne, die hier noch zur Sprache kommen sollen, nur im Lichte der oben ausgesprochenen Anschauung Sinn und Bedeutung erlangen.

Zunächst ist zu betonen, daß die Geschichte des Kerns, wie wir sie in diesem Abschnitte kennen gelernt haben, mit der Annahme, daß die Schleifen im ruhenden Kern als selbständige Gebilde fortbestehen, durchaus verträglich ist. Solange wir die einzelnen Elemente bei der Kernrekonstruktion haben verfolgen können, haben wir gesehen, daß dieselben zwar vielfach kleinere Abweichungen von ihrem ursprünglich gestreckten Verlauf erleiden, daß aber im großen und ganzen ihre Gruppierung vollkommen erhalten bleibt. Auch bei der Umformung der Schleifen in das Gerüst ließ sich, wenigstens in den Anfangsstadien, feststellen, daß die einzelnen Abschnitte einer jeden sich nicht regellos durch den ganzen Kernraum verteilen, sondern nur in einem gewissen Umkreis um den ursprünglichen Verlauf hinaus sich ausbreiten und daß sie untereinander in kontinuierlicher Verbindung bleiben. Für die Schleifenenden konnte dies, dank ihrer spezifischen Lage, während der ganzen Dauer des gerüstförmigen Zustandes mit Sicherheit nachgewiesen werden. Wenn nun bei der Retraktion des Gerüstes sofort und nicht etwa erst infolge einer nachträglichen Umlagerung eine Gruppierung der Schleifen zum Vorschein kommt, die mit der charakteristischen Lagerung der den Kern bildenden Elemente die größte Ähnlichkeit zeigt, so ist die Vermutung gerechtfertigt, daß die Verbindungen, welche die einzelnen Schleifen zu einem einheitlichen gerüstförmigen Körper vereinigten, nur scheinbare waren, daß es sich hierbei lediglich um eine dichte Aneinanderlagerung handelt, die, wie sie entstand, sich auch wieder löst, und daß nun alle Bälkchen des Retikulums, die aus e i n e m Element gebildet worden sind, wieder in einen einzigen ähnlich gestalteten Körper zusammenfließen.

1) C. Rabl, Über Zellteilung. Morphol. Jahrbuch, Band X, 1885.

Jedenfalls ist diese Annahme weitaus die einfachste. Sie erklärt die Übereinstimmung in der Zahl und Gruppierung der Schleifen in der ungezwungensten Weise, während jede andere Annahme komplizierte Einrichtungen erforderlich machte, über die wir uns kaum eine Vorstellung bilden könnten.

Allein die Einfachheit der Erklärung ist es nicht allein, welche der Individualität der Kernelemente das Wort redet. Es lassen sich vielmehr an den Figuren ganz bestimmte Merkmale erkennen, welche an der Richtigkeit der aufgestellten Hypothese fast keinen Zweifel mehr lassen.

Rufen wir uns die Stellung ins Gedächtnis zurück, welche die vier Schleifen in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel zu einander einnehmen, so ist dieselbe vor allem insofern eine ganz bestimmte, als in der fertigen Platte nie zwei Schleifen einander kreuzen, sondern stets alle vier Elemente, mögen sie im übrigen verlaufen, wie sie wollen, nebeneinander in die Äquatorialebene eingeordnet sind. An der einzigen Ausnahme von dieser Regel, die ich unter vielen Hunderten von Eiern beobachten konnte (Fig. 61), suchte ich oben zu zeigen, daß eine solche Kreuzung zu einer regulären Teilung nicht führen kann.

Da die beiden Tochterplatten zufolge ihrer Bildungsweise in ihrer Schleifengruppierung den genauen Abklatsch der Aquatorialplatte darstellen, ist natürlich auch bei ihnen eine Kreuzung zweier Elemente nicht möglich; auffallend aber ist es, daß dieselbe auch zwischen den aus dem Kerngerüst wieder auftretenden Schleifen, wenigstens nach meinen Erfahrungen, niemals vorkommt.

Man muß hier allerdings unterscheiden zwischen verschiedenen Arten von Kreuzung: ob zwei Schleifen nur einen oder zwei Kreuzungspunkte haben. Der letztere Fall kommt sehr häufig zur Beobachtung, z. B. in Fig. 82 u. 83, der erstere, wie gesagt, nie. Und dieses Verhalten gewinnt unter dem Gesichtspunkte des individuellen Fortbestehens der chromatischen Elemente im ruhenden Kern sehr große Bedeutung.

Bei der Kernrekonstruktion läßt sich, wie wir oben gesehen haben, feststellen, daß die acht Schleifenenden isoliert und in ihrer Lage, wie sie in der Tochterplatte zu einander gestellt waren, persistieren, und die Erscheinungen beim Wiederauftreten der vier Elemente lassen keinen Zweifel, daß jedes neu erscheinende Schleifenende mit einem Ende einer in die Bildung des Kerngerüsts eingegangenen Schleife identisch ist. Für die Entscheidung unserer Frage, ob die ganzen Elemente die gleichen sind, handelt

es sich demnach wesentlich darum: Werden bei der Auflösung des Kerns die gleichen Enden wieder miteinander verbunden, die vorher als Enden eines und desselben Elements bestanden haben, oder herrscht in dieser Hinsicht völlige Willkür, sind es ganz beliebige Enden, die nun in einer Schleife zusammenkommen, oder endlich ist es vielleicht gar ein Gesetz, daß ein Umtausch eintritt, daß jedes Ende nun mit einem aus einer anderen Schleife stammenden sich vereinigt?

Diese Frage läßt sich auf Grund des auseinandergesetzten Stellungsverhältnisses mit großer Wahrscheinlichkeit im erstgenannten Sinne beantworten. Nehmen wir an, daß die neu auftretenden Schleifen die gleichen sind, wie die vor der Rekonstruktion vorhandenen, so ist eine einfache Kreuzung derselben nicht möglich. Denn die Schleifenenden sind ja in ihren Fortsätzen gleichsam fixiert, die mittleren Abschnitte können sich zwar gegen ihre ursprüngliche Stellung verschieben, allein diese Verschiebung kann nur zu einer zweimaligen Kreuzung zweier Schleifen — wie in Fig. 82 — führen, nie zu einer einfachen, für welche eine Ortsveränderung wenigstens eines Schleifenendes unerläßlich wäre. Da ich nun, wie oben erwähnt, in allen von mir untersuchten Fällen an den aus dem ruhenden Kern hervorgegangenen Elementen niemals eine einfache Kreuzung gefunden habe, die Schleifen vielmehr stets so angeordnet waren, daß man sie, unter Belassung der Enden an ihren Plätzen, in eine Stellung bringen könnte, wie sie in der vorausgegangenen Teilungsfigur möglich ist (vergl. Figur 82, 83 und die in c gegebenen Schemata), so ist damit ein Beweis für die Annahme der Schleifenindividualität geliefert. Ein Umtausch der Enden wäre zwar möglich ohne Kreuzung, allein es wäre doch wunderbar, wenn eine solche, obgleich die Hälfte der Wahrscheinlichkeit für ihr Eintreten spräche, niemals sollte zustandekommen.

Noch beweiskräftiger ist ein zweites Verhalten. Wie im vorigen Abschnitt mitgeteilt worden ist, herrscht hinsichtlich der gegenseitigen Stellung der vier Schleifen in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel — abgesehen davon, daß die mittleren Abschnitte im allgemeinen dem Zentrum, die Enden der Peripherie zugekehrt sind — eine gewisse Mannigfaltigkeit. Neben regelmäßigen Sternformen, bei denen jedes Element in winkeliger Biegung einen Quadranten der kreisförmigen Platte bildet, kommen auch ziemlich unregelmäßige Bilder vor, wie ein solches in meiner Fig. 60 (Taf. III), andere bei van Beneden (Fig. 20 und 21,

Taf. XIXbis) gezeichnet sind. Die Gruppierung der Aquatorialplatte geht nun, wie aus dem Teilungsmodus sich ergibt, unverändert auf die beiden Tochterplatten über, die also hinsichtlich der gegenseitigen Anordnung ihrer Elemente vollkommen miteinander übereinstimmen. Bleiben nun, unserer Hypothese gemäß, die vier Schleifen einer jeden Tochterplatte in dem Gerüst des ruhenden Kerns selbständig, so müssen, da ja die Fixierung der Schleifenenden in den Kernfortsätzen eine Umlagerung nicht gestattet, auch die aus dem Gerüst wieder hervorgehenden Stränge in beiden Kernen die gleiche Gruppierung aufweisen. Und umgekehrt: läßt sich hier wirklich eine solche Übereinstimmung nachweisen, so ist damit eine neue, sehr kräftige Stütze für unsere Annahme gewonnen.

Ich habe viel Mühe darauf verwandt, festzustellen, ob eine solche Beziehung zwischen den beiden Schwesterkernen existiert. In der Mehrzahl meiner Präparate ist eine Entscheidung nicht möglich, weil das Entwicklungsstadium der beiden Furchungszellen in der Regel etwas verschieden ist; wenn die eine die vier Schleifen deutlich verfolgen läßt, zeigt die andere gewöhnlich einen noch mehr oder weniger gerüstförmigen oder bereits geschrumpften, in beiden Fällen nicht zu analysierenden Kern. Allein einige Male konnte ich doch den Fadenverlauf in beiden Schwesterkernen feststellen, und da ergab sich nun in der That für beide genau die gleiche Gruppierung.

Ein solcher, besonders schlagender Fall ist in Fig. 83 a und b wiedergegeben; beide Kerne sind in der gleichen Richtung gesehen und so nebeneinander gestellt, wie sich die Schleifen, ihrer Gruppierung nach, entsprechen. In Fig. 83 c ist schematisch eine Schleifenanordnung gezeichnet, wie sie in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel vorkommt und auf die sich die Gruppierung der Elemente in den Schwesterkernen a und b ohne Ortsveränderung der Schleifenenden zurückführen läßt. Eine weitere Erläuterung zu dieser Figur ist überflüssig. Auch in den vier anderen Fällen, welche mir eine Analyse der beiden Schwesterkerne gestatteten, bestand zwischen denselben hinsichtlich der Anordnung der chromatischen Elemente die gleiche Übereinstimmung; einer von diesen Fällen ist der in Fig. 76 gezeichnete, wo sich die Anordnung der Schleifen in beiden Kernen auf eine sehr regelmäßig sternförmige Äquatorialplatte zurückführen läßt.

Was nun diese Erscheinung für unsere Betrachtungen besonders wertvoll macht, das ist die vollkommene Sicherheit, mit

der wir behaupten können, daß die in Rede stehende Schleifengruppierung, an sich betrachtet, ohne alle Bedeutung ist. Es kann sich da weder um eine Anordnung handeln, die durch eine im ruhenden Kern für dessen Funktionen notwendige Struktur bedingt ist, noch um eine Vorbereitung zur nächsten Teilung — das stellen die Variationen, die wir von einem Ei zum andern (Fig. 81, 82, 83) wahrnehmen, außer Frage. Wenn also trotzdem, wie ich aus meinen allerdings nicht zahlreichen Beobachtungen schließen zu dürfen glaube, in beiden Furchungszellen stets genau die gleiche gegenseitige Stellung der vier Schleifen auftritt, so kann das nur darin seinen Grund haben, daß die beiden Schwesterzellen diese Anordnung aus einer gemeinsamen Quelle herleiten, d. h. daß sich in beiden, durch alle Phasen der Kernentwicklung hindurch, die von der Äquatorialplatte auf die beiden Tochterplatten vererbte Schleifengruppierung erhalten hat.

Fassen wir die ganze im Vorstehenden gegebene Argumentation noch einmal zusammen, so läßt sich kurz Folgendes sagen: Nachdem die allgemeine Übereinstimmung in der Zahl und Lagerung der chromatischen Elemente vor und nach dem Bestehen des ruhenden Kerns von vornherein die Vermutung nahe legt, daß jedes Element der Tochterplatte mit einem aus dem Kerngerüst wieder hervorgehenden Element identisch ist, läßt sich diese Anschauung noch fester begründen durch den Nachweis, daß 1) jedes neu auftretende Schleifen*ende* mit einem Ende der den Kern bildenden Schleifen identisch ist, und daß 2) je zwei vor der Rekonstruktion in einem Element verbundene Enden auch nach der Retraktion des Gerüsts wieder in einer und derselben Schleife vereinigt sind. Nur darüber geben die Figuren keinen Aufschluß, ob auch das *Mittelstück*, das diese Enden in beiden Zuständen in Verbindung setzt, seiner Substanz nach das gleiche ist. Hier wird wohl die Untersuchung anderer Kerne ergänzend eintreten können.

Ist die aufgestellte Hypothese richtig, so ergibt sich daraus, daß von den vier Schleifen, die wir in der Teilungsfigur einer Furchungszelle beobachten, zwei rein männlich sind oder, besser gesagt, vom Vater stammen, zwei von der Mutter. Die Bedeutung eines solchen Verhaltens für die Vererbungsfrage liegt auf der Hand.

Was die *Litteratur* über die Kerne der beiden primären Furchungskugeln betrifft, so haben wir zunächst die ziemlich spär-

lichen Angaben, die van Beneden in seinem großen Werk gemacht hat, zu betrachten. Auf die Behauptung (pag. 345), daß die Flemming'sche Phase: Knäuelform der Tochterkerne bei Ascaris megalocephala fehle, werde ich unten zu sprechen kommen; es wird sich zeigen, daß hier wesentlich ein Mißverständnis zu Grunde liegt. Die Umwandlung der Tochterelemente in das Gerüst hat van Beneden nicht verfolgt. Er findet nur, daß auf einem gewissen Stadium die Tochterplatten aus Chromatinkugeln bestehen, die, in unregelmäßiger Weise verteilt, durch feine Fädchen miteinander in Verbindung stehen. Offenbar ist damit ein Stadium gemeint, wie es in meinen Fig. 69 (Taf. IV) dargestellt ist. Außer dieser Chromatinplatte soll nun an dem Aufbau des neuen Kerns noch ein zweiter Bestandteil, ein achromatischer Körper, der sich zwischen die Tochterplatte und die „sphère attractive" einschiebt beteiligt sein. „C'est le corps achromatique du futur noyau fille, destiné à être envahi progressivement par la chromatine du jeune noyau en voie de formation" (pag. 344). Eine Widerlegung dieser ohne Zweifel irrtümlichen Angabe ist nicht mehr nötig, nachdem van Beneden in seiner neuen, gemeinsam mit A. Neyt veröffentlichten Arbeit betont (pag. 47), daß sich der neue Kern ausschließlich auf Kosten der chromatischen Elemente aufbaue.

Die charakteristischen Kernfortsätze finden sich schon in der ersten Abhandlung van Beneden's kurz erwähnt. Es heißt da (pag. 246): „L'on constate fréquemment que la charpente chromatique du jeune noyau se montre constituée d'une portion principale, centrale, et d'une portion accessoire, formant un bourrelet marginal plus ou moins séparé de la première. Je pense que la masse principale provient de la transformation progressive du disque chromatique proprement dit, tandis que les restes des méridiens chromatiques donnent lieu à la formation du bourrelet marginal; celui-ci est peut-être constitué de plusieurs lobes."

Über die Vorbereitung zur nächsten Teilung findet sich lediglich die Thatsache verzeichnet, daß aus jedem Kerne wieder vier Schleifen hervorgehen.

Die zweite Arbeit, die wir hier zu betrachten haben, ist die von Zacharias (9). Im Gegensatz zu van Beneden hebt Zacharias hervor (pag. 172), „daß erst wieder ein Knäuelstadium durchlaufen wird, ehe die wirkliche Ruheform zur Ausbildung kommt." Mir scheint, daß in diesem Punkt b e i d e Autoren, wenn auch in sehr verschiedenem Grade, Unrecht haben: van Beneden darin, daß er durch seine Leugnung des „Tochter-

knäuels“ den Verlauf der Teilung im Ascaridenei zu dem bei anderen Zellen konstatierten in einen unbegründeten Gegensatz stellt; Zacharias darin, daß er als Knäuel eine Anordnung beschreibt und zeichnet (Fig. 35), die bei Ascaris sicherlich nicht vorkommt.

Wenn es sich darum handelt, festzustellen, was unter der Bezeichnung „Tochterknäuel (Dispirem)“ zu verstehen ist, so ist hierfür doch wohl die Darstellung, die Flemming als Begründer des Ausdrucks von dieser Phase gegeben hat, als maßgebend zu betrachten. Auf Seite 242 seines Zellenbuches spricht nun Flemming vom Dispirem und hebt für Kerne, die er als Beispiel dieser Phase anführt, hervor, daß „deutlich getrennte Fadenstücke vorhanden sind“. Allerdings ist Flemming der Meinung, daß „die Fadensegmente in den Knäueln sich großenteils durch Verschmelzung der Enden, vielleicht auch durch Zusammenschmelzung an Kreuzungsstellen, miteinander vereinigen mögen“; allein es ist dies lediglich eine, überdies mit ziemlicher Vorsicht ausgesprochene Hypothese und jedenfalls durch diese Ausdrucksweise nicht ein einfacher kontinuierlicher Faden für den Tochterknäuel postuliert. In dem neuen Werk über „die Kernteilung bei den Spermatocyten von Salamandra maculosa“ ist von einer Vereinigung der einzelnen Elemente zur Bildung des Dispirems überhaupt keine Rede; als Tochterknäuel werden Formen mit deutlich freien Schleifenenden beschrieben und gezeichnet.

Als Charakteristikum für diese Phase kann also keinesfalls ein einfacher kontinuierlicher Faden angesehen werden; zur Bildung eines solchen kommt es nach den neuesten Untersuchungen wahrscheinlich nirgends. Das Dispirem läßt sich vielmehr auf Grund der Darstellung von Flemming und anderen Autoren kurz charakterisieren als der Zustand der chromatischen Tochterelemente, in welchem diese bisher steif gestreckten und homogenen Körper durch Schlängelung, Strukturveränderung und Aussenden zarter seitlicher Fortsätze sich zur Bildung des Kerngerüstes anschicken. In diesem Sinn besteht das Dispirem nicht nur nach meinen oben dargelegten Beobachtungen, sondern auch nach denen von van Beneden und Neyt auch bei Ascaris megalocephala; und in diesem Sinne hat wohl auch Flemming den Tochterknäuel aufgefaßt, wenn er sich an den Präparaten von Zacharias von dem Vorhandensein dieser Phase bei Ascaris megalocephala überzeugt hat. Was aber Zacharias selbst als Tochterknäuel zeichnet, nämlich einen einfachen, korkzieherartig gewundenen, von einem Ende

des Kerns zum entgegengesetzten in höchster Regelmäßigkeit sich erstreckenden Faden, das kann ich für nichts anderes halten als ein Schema, welches der Natur sehr wenig entspricht.

Auch die Zeichnungen von ruhenden Kernen, die ZACHARIAS in Fig. 36 u. 40 (Taf. X) gibt, muß ich für stark schematisiert erklären.

Bei der Vorbereitung der Kerne zur Teilung zeichnet ZACHARIAS (Fig. 37) wieder mit größter Deutlichkeit einen einzigen Knäuelfaden. Ich beschränke mich darauf, diese von meinen Befunden so wesentlich abweichende Angabe einfach zu konstatieren.

Der charakteristischen Kernfortsätze wird in der Abhandlung von ZACHARIAS keine Erwähnung gethan. Daß dieselben in seinen Präparaten aber zu sehen sind, das wird durch einige seiner Figuren (37 u. 41, Taf. X) sehr wahrscheinlich gemacht.

In der jüngst erschienenen Arbeit von VAN BENEDEN und NEYT (14) wird der Entstehung der Kerne der beiden primären Furchungskugeln und den weiteren Schicksalen dieser Kerne eine ziemlich ausführliche Darstellung zu teil. Die Resultate, zu denen die beiden Autoren hier gelangen, stimmen vielfach mit den gleichzeitig von mir veröffentlichten Beobachtungen (15) überein. Besonders die Anfänge der Kernrekonstruktion, die Windungen und Knickungen der Tochterelemente, werden in ganz der gleichen Weise geschildert; desgleichen kommen VAN BENEDEN und NEYT zu dem Resultat, daß in den meisten Fällen die Schleifenenden in den Kernfortsätzen isoliert bleiben, also ein k o n t i n u i e r l i c h e r Knäuelfaden nicht zustandekommt.

Hinsichtlich der Entstehung des Kernbläschens sind die Resultate der belgischen Forscher, zum Teil der Beobachtung, zum Teil wohl nur der Auffassung nach, von den meinigen abweichend. Schon bei der Besprechung der Bildung von Ei- und Spermakern wurde darauf hingewiesen, wie sich VAN BENEDEN die Entstehung des ruhenden Kerns vorstellt. Während nach meinen oben dargelegten Resultaten die Kernelemente in einem bestimmten Umkreis Zellsaft um sich ansammeln und so eine einheitliche, eigentümlich gestaltete Vakuole abgrenzen, in der sie sich durch Aussenden feiner, sekundär miteinander anastomosierender Fortsätze zu einem schwammigen Gerüstwerk umbilden, handelt es sich nach VAN BENEDEN und NEYT bei der Bildung des Kernraumes zunächst um eine selbständige Aufquellung der einzelnen Elemente. Diese sollen zu dicken, wurstartigen Körpern (boyaux) anschwellen, in denen sich das Chromatin, wie ein in Wasser getauchter Schwamm, zu

einem zarten körnig-fädigen Retikulum ausdehnt. Erst allmählich sollen diese vier Körper (boyaux) zur Berührung und Vereinigung gelangen, womit dann die Ruheform des Kerns erreicht wäre.

Den Vergleich der Gerüstbildung mit dem Aufquellen eines Schwammes kann ich nach meinen Erfahrungen nicht für gerechtfertigt halten. Streng genommen, wäre damit gesagt, daß schon das scheinbar solide und homogene chromatische Element die Struktur eines, allerdings zusammengepreßten, Schwammes besitzt, eine Annahme, für die jeder Anhaltspunkt fehlt und die mir überdies ziemlich unwahrscheinlich vorkommt. Sodann ist der Vorgang des Aufquellens eines Schwammes doch ein ganz anderer, wie die Umwandlung der Kernelemente in das Gerüst. Sollte dieser Vergleich zutreffend sein, dann müßte das ganze Gerüstwerk, wie es im fertigen Kern, einem Schwamme in der That vergleichbar, besteht, gleich in den Anfangsstadien sichtbar sein, es müßten sofort alle Bälkchen und Maschen des fertigen Kerns vorhanden sein, nur mit dem Unterschied, daß die Bälkchen dicker, die Maschen enger wären. Thatsächlich ist jedoch der Verlauf ein ganz anderer. Besonders in frühesten Stadien, wo der Prozeß noch in seinen Einzelheiten verfolgt werden kann, läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß nicht von Anfang an aus jeder Schleife geschlossene Maschen hervortreten, sondern daß aus dem völlig solid erscheinenden Körper einfache Seitenzweige hervorsprossen, die erst durch sekundäre Verbindungen untereinander zur Bildung eines Retikulums, und zwar zunächst nur eines flächenhaft ausgebreiteten Netzwerks Veranlassung geben. Allem Anschein nach schreitet der Prozeß auch weiterhin in der gleichen Weise fort. Sonach läßt sich der Vorgang viel eher charakterisieren durch den von mir schon öfter gebrauchten Vergleich mit einem Rhizopoden, dessen Pseudopodien durch Verästelung und Anastomosen unter Umständen eine ganz ähnliche gerüstförmige Anordnung erzeugen können. Ein wesentlicher Unterschied bestände nur insofern, als sich der Chromatinkörper vollständig in das Retikulum auflöst, während der Rhizopodenleib nur einen Teil seiner Substanz zur Bildung seiner Fortsätze verwendet.

Die von van Beneden und Neyt beschriebene lange bestehende sichtbare Selbständigkeit der vier gerüstförmig umgewandelten Schleifen kann ich mir nur durch ein verschiedenes Verhalten unserer Objekte erklären, eine Verschiedenheit, die übrigens nichts Auffallendes hat. Schon bei der Bildung des Eikerns haben wir gesehen, daß zwar in der Regel die beiden chromatischen

Elemente, welche den Kern bilden, sofort von einer einheitlichen Vakuole umschlossen werden, daß aber in manchen Fällen jedes Stäbchen zunächst eine eigene Vakuole um sich erzeugt und daß diese beiden Bläschen für gewöhnlich wohl nachträglich miteinander verschmelzen, während sie in gewissen Fällen überhaupt nie zur Vereinigung gelangen. Auch für manche anderen Zellen ist ja schon seit langer Zeit der Nachweis geliefert worden, daß der neue Kern als eine Ansammlung kleiner Bläschen, deren jedes wohl einem chromatischen Element entspricht, auftritt, und daß diese erst später durch Verschmelzung eine einheitliche Vakuole bilden. So mag es auch in den von van Beneden und Neyt beobachteten Fällen bei Ascaris megalocephala sich verhalten; die vier „boyaux" wären demnach vier selbständige Kernvakuolen, die nachträglich zur Vereinigung gelangen.

Sehr abweichend von meinen Befunden ist endlich die Darstellung, welche van Beneden und Neyt von der Bildung der aus dem ruhenden Kern wieder hervortretenden Schleifen geben. Während ich in jedem Kernfortsatz, der einem Schleifenende seine Entstehung verdankt, auch wieder direkt einen einfachen axialen Chromatinfaden auftreten sehe, der an der Spitze der Aussackung sein Ende findet und damit zugleich das eine Ende einer der vier neuen Schleifen darstellt, soll nach van Beneden und Neyt in einen jeden dieser Kernfortsätze ein Chromatinfaden eintreten, bis zur Spitze verlaufen, hier umbiegen und wieder in das zentrale Bläschen zurückkehren. Dementsprechend sollen die Enden der definitiven vier Schleifen nicht von Anfang an vorhanden sein, sondern erst durch Segmentierung zweier ringförmig geschlossener Knäuelfäden entstehen, und zwar sollen die zwei Segmentierungspunkte eines jeden dieser Fäden an den erwähnten Umbiegungsstellen in den Ausbuchtungen der Vakuole ihre Lage haben. Aus diesem letzteren Verhalten wird der Schluß gezogen, daß die Substanz, die in e i n e r an dem Aufbau des Kerns beteiligten Schleife vereinigt war, nun auf z w e i Elemente verteilt wird.

So sehr nun diese Resultate auf den ersten Blick den meinigen zu widersprechen scheinen, so glaube ich dieselben doch unter gewissen Voraussetzungen auf das von mir beschriebene Verhalten zurückführen zu können. Jedenfalls darf ich behaupten, daß meine Ergebnisse an günstigeren Objekten gewonnen sind als die der belgischen Autoren; denn meine Beobachtungen sind zum großen Teil an Kernen angestellt, welche bis zu ihrer Auflösung acht oder wenigstens sieben deutlich ausgeprägte Fortsätze auf-

weisen, während VAN BENEDEN und NEYT, wie es scheint (Fig. 21, 22, 23, Taf. VI), nur Kerne mit vier Fortsätzen studiert haben, an denen gerade der wichtigste Punkt: die Beziehung der neuen Schleifenenden zu den früheren, gar nicht mit Sicherheit festgestellt werden kann.

Fragen wir uns, wie ein solcher Kern mit nur vier Aussackungen entstanden sein kann, so ist einmal die Möglichkeit gegeben, daß vier Schleifenenden der Tochterplatte vollständig in das zentrale Kernbläschen aufgenommen worden sind und nur die vier anderen zur Entstehung von Fortsätzen Veranlassung gegeben haben, sodann ist es aber auch möglich, daß eine oder die andere Ausbuchtung zweien sehr nahe zusammengelagerten Enden ihre Entstehung verdankt, ja selbst, daß jeder der vier Fortsätze zwei Schleifenenden umschließt. Diesen letzten Fall nun möchte ich für die von VAN BENEDEN und NEYT beschriebenen Kerne annehmen und ich finde für diese Vermutung einen bestimmten Anhaltspunkt in Fig. 21 (Taf. VI) dieser Autoren, indem die vier Fortsätze des hier gezeichneten Kerns mindestens doppelt so stark entwickelt sind als die Aussackungen in meinen Präparaten, welche nur ein Schleifenende enthalten. Trifft aber diese Voraussetzung zu, dann lassen sich die Beobachtungen der belgischen Forscher mit meinen Resultaten sehr wohl in Einklang bringen. Zunächst verliert die Angabe, daß in jeder Ausbuchtung des Kerns ein doppelter Chromatinfaden auftritt, alles Auffallende; denn ein Fortsatz, der zwei Schleifenenden der Tochterplatte in sich aufgenommen hat, muß auch nach meinen Befunden wieder zwei Enden aus sich hervorgehen lassen, wie dies in meiner Fig. 82 zu sehen ist und wie ich es auch an vielen anderen Kernen, nicht selten mehrfach an einem Kern, beobachtet habe. Solche Kerne sind an sich nicht imstande, über die Beziehungen der neuen Schleifen zu den früheren Auskunft zu geben; sie werden einer Beurteilung erst zugänglich, wenn man sich an Kernen mit acht Fortsätzen überzeugt hat, daß in einer jeden dieser acht Aussackungen stets nur ein einziges Schleifenende seine Entstehung nimmt. Hat man aber darüber vollkommene Sicherheit erlangt, dann ist man auch berechtigt, nach diesen klaren typischen Fällen jene nicht direkt zu analysierenden zu beurteilen und demgemäß zu behaupten, daß jeder Kernfortsatz, aus dem zwei Schleifenenden hervorgehen, auch zwei Enden in sich aufgenommen hat. So wäre das Bild, das v. BENEDEN und NEYT in ihrer Fig. 23 (Taf. VI) von der Bildung der vier neuen Schleifen geben, mit

meinen Resultaten sehr gut zu vereinigen. Was aber das vorhergehende (Fig. 22) betrifft, wo die vier Schleifen noch paarweise zu zwei ringförmig geschlossenen Knäuelfäden verbunden sein sollen, so möchte ich bemerken, daß diese Verbindung sehr wohl eine scheinbare sein kann, indem auch nach meinen Erfahrungen zwei in einem Fortsatz vereinigte Schleifenenden sehr häufig auf eine kürzere oder längere Strecke miteinander verschmolzen zu sein scheinen. Daß es sich hierbei aber nur um eine dichte Aneinanderlagerung handelt, das geht aus dem Studium der mit acht Fortsätzen ausgestatteten Kerne aufs deutlichste hervor.

Ich glaubte eine solche Deutung der von van Beneden und Neyt gelieferten Darstellung versuchen zu dürfen, weil ich der Richtigkeit des von mir beschriebenen Verhaltens vollkommen sicher bin und weil es mir im höchsten Grade unwahrscheinlich vorkommt, daß die Entwicklung der gleichen Eiart in so fundamental verschiedener Weise verlaufen sollte.

VII. Archoplasma und Centrosomen in den beiden primären Furchungskugeln.

Die Verhältnisse, die wir in diesem Abschnitt zu betrachten haben, lassen sich, trotz ihrer Wichtigkeit, ziemlich kurz beschreiben, einmal wegen ihrer Einfachheit, sodann, weil sie mit ganz ähnlichen Vorgängen im befruchteten Ei die größte Übereinstimmung aufweisen. Am Schluß des V. Abschnittes haben wir gesehen, wie in jeder neu gebildeten Tochterzelle ein Centrosoma besteht als das eine Polkörperchen der Spindel, um welches sich nun die Polradien und die von den Tochterschleifen losgelösten Spindelfasern zu einer dichten körnigen Kugel kontrahieren. Diese Kugel besitzt die Größe einer der beiden im Ei vor der Teilung vorhandenen Archoplasmakugeln und ist ja in der That in allen ihren Teilen mit einer solchen identisch. Der weitere Verlauf ist nun, kurz gesagt, der, daß nach erfolgter Verdoppelung des Centrosomas, gerade wie im Ei, die einfache Kugel sich in zwei zerteilt, daß diese auseinanderrücken und unter Umwandlung zu fädigen Strahlensonnen die mittlerweile aus dem aufgelösten Kern hervorgegangenen chromatischen Elemente zwischen sich fassen und gemeinsam mit ihnen die nächste karyokinetische Figur erzeugen. Nur läßt sich, hauptsächlich infolge günstigerer optischer Be-

dingungen an diesem Vorgang in den Furchungskugeln ein sehr wichtiger Punkt genauer feststellen, als es im Ei möglich war.

In dem Referat meines Vortrags (10), in dem sich die Schicksale von Centrosoma und Archoplasma in den Blastomeren kurz beschrieben finden, heißt es (p. 80), daß die aus den Spindelfasern und Polradien kontrahierte kugelige Ansammlung körniger Substanz sich „ziemlich gleichmäßig in der Zelle ausbreite“ und sich erst später wieder um das noch einfache Zentralkörperchen zusammenziehe. Diese Angabe bezieht sich auf Präparate, an denen ich zwar im nächsten Umkreis um das Centrosoma, durch den bekannten hellen Hof von demselben getrennt, noch eine dichtere Anhäufung des körnigen Archoplasmas nachweisen konnte, dagegen nach außen gegen die übrige Zellsubstanz mir eine Abgrenzung durchaus nicht möglich war. Später habe ich dann andere Präparate zu Gesicht bekommen, wo auf allen Stadien bis zur Verdoppelung des Zentralkörperchens das Archoplasma als kugelige oder ellipsoide Anhäufung sich scharf gegen das Cytoplasma absetzt. Für meine Zeichnungen (Fig. 71, 73, 74, 75) habe ich Präparate dieser letzteren Art ausgewählt, ohne damit dem zuerst beschriebenen Verhalten weniger Realität zuerkennen zu wollen. Es scheint mir vielmehr, daß in dieser Hinsicht eine gewisse Variabilität herrscht, die vielleicht in einer verschieden raschen Entwicklung der Eier ihren Grund hat, daß bei langsamerem Verlauf, d. h. bei längerem Bestehen der ruhenden Zelle die aus der Strahlensonne entstandene körnige Kugel sich mehr oder weniger weit in der Zellsubstanz ausbreitet, während bei rascher Aufeinanderfolge der Teilungen hierzu keine Zeit bleibt. Wir haben ja ganz die gleichen Differenzen auch im Ei kennen gelernt, indem hier die um das Spermatozoon zusammengezogene Archoplasmakugel bald in dieser Form bis zu ihrer Teilung fortbesteht, bald in den Zwischenstadien auf einen größeren Umkreis, ja über den ganzen Zellraum sich zerstreut.

In allen Fällen — und das ist das Wichtige — läßt sich das Centrosoma, das als Polkörperchen der Spindel in die eine Tochterzelle übergetreten ist, auch weiterhin mit Sicherheit nachweisen. Es ist ein kleines kugeliges Körperchen, etwa von der gleichen Größe, die es im Ei bei seinem ersten Auftreten (Fig. 33) erkennen ließ, wie dort durch starkes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet und dank dem hellen Hof, der es vom Archoplasma trennt, leicht nachweisbar.

Auf einem gewissen Stadium teilt sich das Centrosoma.

Wir haben im Ei an Stelle des anfangs nur in der Einzahl vorhandenen Zentralkörperchens (Fig. 32) nach einiger Zeit deren zwei gefunden (Fig. 33) und als wahrscheinlich hinstellen können, daß diese zwei Centrosomen aus dem vorher einfachen durch Teilung entstanden sind. In den Furchungskugeln läßt sich diese Entstehungsweise mit voller Sicherheit verfolgen. Die ersten Stadien des Teilungsprozesses sind natürlich bei der Kleinheit des Objekts nicht klar zu erkennen. Immerhin glaube ich in manchen Präparaten an dem noch einfachen kugeligen Körperchen längs eines größten Kreises eine seichte Furche wahrnehmen zu können, die als erste Andeutung einer Trennung in zwei Hälften zu deuten wäre. Allein hier sind Täuschungen nicht ausgeschlossen. Wirklich beweisend dagegen sind solche Bilder, wo man bereits, dicht benachbart, zwei Centrosomen konstatieren kann, die durch ein deutliches Fädchen noch in unzweifelhafter Verbindung stehen. Ein solches Stadium ist in Fig. 75 dargestellt. Der helle Hof, der in Form einer Hantel nicht nur die Centra selbst, sondern auch deren Verbindungsstück umgibt, verleiht dem Bilde in der Regel eine Deutlichkeit, die nichts zu wünschen übrig läßt.

Wie es Fig. 75 in der unteren Zelle zeigt, so fand ich auch in den meisten anderen Fällen das verbindende Fädchen nicht gerade zwischen den beiden Tochtercentrosomen ausgestreckt, sondern bald stärker, bald schwächer gekrümmt.

Bei etwas größerer Entfernung der beiden Körperchen voneinander ist das Verbindungsfädchen verschwunden und damit die Teilung vollendet. Man sieht noch eine Zeit lang eine Körnchenfreie Straße zwischen den beiden Tochtercentrosomen hinziehen, bis auch diese schließlich nicht mehr nachweisbar ist.

Die weitere Entwicklung ist nun so völlig identisch mit der für das Ei beschriebenen, daß eine ins einzelne gehende Darstellung überflüssig ist. Wie dort quellen die beiden Zentralkörperchen, indem sie sich immer weiter voneinander entfernen, zu ziemlich großen blassen Kugeln mit einem zentralen Korn auf; das Archoplasma streckt sich dieser Entfernung entsprechend zur Ei- und Hantelform (Fig. 75, 76) und schnürt sich schließlich zu zwei Kugeln durch (Fig. 77). Genau wie im Ei ordnen sich dann die Archoplasmamikrosomen zu radialen Reihen und wandeln sich in Fibrillen um, die nach allen Richtungen über den ursprüng-

lichen Umfang der Kugel hinausstrahlen. In gleicher Weise wie im Ei erfolgt endlich durch das Zusammentreten dieser Fädchen mit den chromatischen Elementen des Kerns die Bildung der Spindel, nur daß dieser Vorgang in den Furchungskugeln wegen der dichten Zusammenhäufung der vier Schleifen in einem Kern nicht so klar in seinen Einzelheiten verfolgt werden kann.

Diese allgemeine Darstellung, in welcher wir die Schicksale des Archoplasmas und seiner Centra nur für sich allein betrachtet haben, ist nun noch nach zwei Richtungen zu ergänzen:

1) hinsichtlich der zeitlichen Beziehung der einzelnen Phasen zum Entwicklungszustand des Kerns,

2) hinsichtlich der Lagerung des Archoplasmasystems zum Kern und in der Zelle.

Der erste Punkt läßt sich mit wenigen Worten erledigen. Die Umwandlung der aus den Polradien und Spindelfasern zusammengesetzten Strahlensonne in die gleichmäßig körnige Kugel ist gewöhnlich auf einem Stadium vollzogen, wo sich um das Kerngerüst die ersten Spuren der Membran nachweisen lassen. In manchen Fällen jedoch ist die strahlige Struktur auch noch später zu erkennen.

Die Teilung des Centrosomas geschieht, wenn wir die zweifelhaften Anfangsstadien außer Acht lassen, zur Zeit, wo in dem völlig ausgewachsenen Kern die Knäuelbildung beginnt. Auf Stadien, wo sich im Kern die vier aus dem Gerüst entstandenen Schleifen isoliert verfolgen lassen, ist die Archoplasmaanhäufung hantelförmig geworden, zur Zeit der Kernauflösung ist dieselbe zu zwei völlig getrennten Kugeln durchgeschnürt. In allen von mir beobachteten Fällen sind diese zeitlichen Beziehungen ziemlich genau die gleichen. Erwähnenswert ist, daß sie zugleich mit den für das Ei festgestellten vollkommen übereinstimmen.

Weniger konstant sind die räumlichen Beziehungen. In den Anfangsstadien allerdings sind keine besonderen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Eiern zu erkennen. Das Centrosoma behält die Lage, die es als Polkörperchen der Spindel eingenommen hat, zunächst bei, d. h. es bildet die Spitze eines senkrechten Kegels, dessen Basis von dem entstehenden Kernbläschen gebildet wird. Die Lage der Archoplasmakugel ist damit zugleich bestimmt. Auf späteren Stadien zeigt sich eine immer weiter gehende Variabilität. Das Zentralkörperchen kann weiter vom Kern wegrücken, als es in der Teilungsfigur von seiner Tochterplatte entfernt war, und in diesen Fällen findet sich zwischen den Kern

und die demselben zugekehrte Seite der Archoplasmakugel eine bald schmälere, bald breitere Schicht homogener Zellsubstanz eingeschoben (Fig. 71). In anderen Eiern ist das Centrosoma umgekehrt sehr nahe an den Kern herangetreten, womit eine oft ziemlich beträchtliche Abplattung der dicht an die Kernmembran angeschmiegten Archoplasmaanhäufung verbunden ist (Fig. 74).

Abgesehen von diesen Lageverschiebungen, die sich in der Richtung der alten Teilungsachse vollziehen, kommen nun, wenn auch seltener, andere vor, in denen das Centrosoma seitlich aus seiner ursprünglichen Lage sich entfernt. Die Archoplasmakugel kann von der Polseite des Kerns nach irgend einer anderen Seite mehr oder weniger weit abrücken, unter Umständen so weit, daß sie mit einem Teil der Kernfortsätze in Berührung kommt.

Diese Verschiebungen sind natürlich auch in den späteren Stadien noch sichtbar, wenn nicht hier sogar noch weiter gediehen (Fig. 76).

Die Teilungsrichtung des Zentralkörperchens, d. h. die Verbindungslinie der beiden noch in Zusammenhang befindlichen Tochtercentrosomen, steht gewöhnlich auf der Achse der ersten Furchungsspindel senkrecht; sie kann aber auch mehr oder weniger schief zu derselben gerichtet sein (Fig. 75). Desgleichen ist die Orientierung der Verbindungslinie der beiden Centrosomen nach erfolgter Teilung des Archoplasmas eine sehr variable. Diese Linie kann einerseits auf der vorhergegangenen Teilungsachse senkrecht stehen, andererseits derselben parallel gerichtet sein, und zwischen diesen Extremen existieren alle Mittelstufen einer schiefen Stellung (Fig. 77). Ganz das Gleiche gilt auch für die neue Teilungsachse nach der völligen Ausbildung der karyokinetischen Figur (Fig. 78).

Zwischen den beiden Schwesterzellen besteht hinsichtlich der Stellung ihrer Teilungsfiguren durchaus keine gesetzmäßige Beziehung. Jede denkbare Lagerung der beiden Teilungsachsen zu einander scheint in der That vorzukommen.

Von besonderem Interesse ist die aus den beschriebenen Lageverschiedenheiten sich ergebende räumliche Unabhängigkeit der ruhenden Archoplasmakugel, sowie ihrer Teilstücke, vom Kern. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle (van Beneden und Neyt zeichnen nur solche) die Archoplasmaansammlung ihre Lage an der Polseite des Kerns beibehält und dann weiterhin die beiden Tochterkugeln eine symmetrische Stellung zum Kern

einnehmen, so beweisen doch die Abweichungen zur Genüge, daß es sich bei jener regelmäßigeren Anordnung nicht um eine gesetzmäßige Beziehung handelt, sondern nur um ein bedeutungsloses Fortbestehen eines bei der vorausgehenden Entwicklung geschaffenen und dort notwendigen Lageverhältnisses. Auch im Ei fehlt, wie im IV. Abschnitt ausführlich auseinandergesetzt worden ist, jede Gesetzmäßigkeit in den räumlichen Beziehungen zwischen den beiden Geschlechtskernen einerseits und den Centrosomen mit ihren Archoplasmakugeln andererseits.

Wenn wir im Vorstehenden bei jeder Gelegenheit eine vollkommene Übereinstimmung zwischen dem befruchteten Ei und seinen beiden Tochterzellen hinsichtlich des Verhaltens von Archoplasma und Centrosomen hervorheben konnten, so muß hier doch auch noch einmal auf einen sehr wesentlichen Unterschied zwischen beiden aufmerksam gemacht werden, der, bei der sonstigen Gleichartigkeit des Prozesses in der Mutter- und Tochterzelle, um so bedeutsamer erscheint. Dieser Unterschied liegt in dem ersten Auftreten der in Rede stehenden Strukturen im Ei einerseits, in der Furchungszelle andererseits.

Die letztere besitzt ihr ganzes Archoplasmasystem sofort bei ihrer Entstehung in der einen Hälfte der achromatischen Teilungsfigur: dem Polkörperchen mit seinen fädigen Strahlen. Es ist dies die durch Teilung entstandene Hälfte des Archoplasmasystems der Mutterzelle (des befruchteten Eies), die nun — wie der Tochterkern wieder zum Mutterkern wird — so gleichfalls in der Furchungszelle wieder ein Ganzes darstellt, das, abermals sich teilend, die gleichen Organe für die beiden Tochterzellen liefert. So schreitet dieser Prozeß von einer Generation zur nächsten stets in gleicher Weise fort: jede Tochterzelle erhält bei ihrer Entstehung in der ihr zukommenden Hälfte der achromatischen Teilungsfigur die Hälfte des Archoplasmasystems der Mutterzelle, aus welcher Hälfte sich nach vorausgegangener Teilung wieder eine g a n z e karyokinetische Figur erzeugt.

Daß dies im befruchteten Ei nicht so sein kann, ließe sich durch eine einfache Überlegung von vornherein angeben. Denn das befruchtete Ei ist ja ein Verschmelzungsprodukt aus z w e i Zellen. Würden sich nun diese beiden Zellen ebenso verhalten, wie eine Furchungszelle, d. h. würden sie, wie jene, bei ihrer Entstehung ein vollständiges Archoplasmasystem mit einem Centrosoma erhalten, dasselbe weiterhin bewahren und schließlich durch Teilung verdoppeln, so müßten im befruchteten Ei (nach Ab-

trennung des zweiten Richtungskörpers) von Anfang an zwei und später durch deren Teilung vier Archoplasmakugeln vorhanden sein, die nun eine vierpolige karyokinetische Figur erzeugen müßten. Da dies nicht der Fall ist, vielmehr im befruchteten Ei, gerade wie in den Furchungszellen, aus einer zunächst einfachen Kugel deren zwei entstehen, so muß entweder die Eizelle, oder die Samenzelle, oder es müssen beide in ihrer Konstitution von den Furchungszellen verschieden sein.

Dieses Resultat einer einfachen Erwägung findet durch die im IV. Abschnitt niedergelegten Thatsachen eine entschiedene Bestätigung. Es kann nach den dort ausführlich erörterten Befunden einerseits als gewiß gelten, daß die archoplasmatische Substanz des befruchteten Eies, wenigstens zum weitaus größten Teil, der Eizelle entstammt, während andererseits mit großer Wahrscheinlichkeit behauptet werden darf, daß das Centrosoma vom Spermatozoon geliefert wird. Die Tragweite eines solchen Verhältnisses, das in gleicher Weise auch für andere Eier zu gelten scheint, habe ich bereits in einem mittlerweile erschienenen Vortrag (25) kurz dargelegt.

Von Litteratur, soweit sie sich auf die in diesem Abschnitt besprochenen Verhältnisse bezieht, erfordern nur die Angaben von van Beneden und Neyt (14) eine kurze Betrachtung. Während van Beneden in seiner ersten Abhandlung nur angeben konnte, daß das Polkörperchen mit seiner „sphère attractive" nicht in den Kern aufgenommen wird, sondern noch eine Zeit lang neben dem in Rekonstruktion begriffenen Kern nachweisbar bleibt, konnten die beiden genannten Autoren in ihrer neuen Arbeit auch die weiteren Schicksale der in Rede stehenden Gebilde verfolgen. Sie konnten, in gleicher Weise wie ich (10), feststellen, daß das Centrosoma außerhalb des Kerns bestehen bleibt, daß es sich nach einiger Zeit teilt, daß die beiden Hälften sich voneinander entfernen und dementsprechend eine Streckung und schließliche Teilung der Archoplasmakugel (sphère attractive) eintritt.

Allein neben dieser vollkommenen Übereinstimmung zwischen unseren Beobachtungen, soweit es sich um den Verlauf an sich handelt, besteht eine sehr beträchtliche Differenz zwischen meinen Befunden und denen der belgischen Forscher hinsichtlich der zeitlichen Beziehungen der einzelnen Phasen zu dem jeweiligen Entwicklungszustand des Kerns. Während ich die

Teilung des Centrosomas erst auf Stadien beobachten kann, wo das Kerngerüst sich bereits wieder in die einzelnen Fäden zu kontrahieren beginnt, zeigt sich diese Teilung in den Präparaten der belgischen Forscher schon in den ersten Phasen der Kernrekonstruktion, ja unter Umständen (Fig. 7, Taf. I) noch früher. Die Hantelform der Archoplasmaansammlung, die an meinen Eiern zu einer Zeit besteht, wo sich im Kern bereits die vier Schleifen einzeln verfolgen lassen, findet sich nach van Beneden und Neyt gleichzeitig mit dem ruhenden Kern, und in ihren Präparaten mit Anfangsstadien des Knäuels (Fig. 11, Taf. I) sind bereits zwei vollkommen getrennte Archoplasmakugeln vorhanden, während sich, wie gesagt, in meinen Präparaten um diese Zeit erst die Teilung des Zentralkörperchens vollzieht.

Wie im IV. Abschnitt berichtet worden ist, bestehen die gleichen Verschiedenheiten zwischen meinen Befunden und denen van Beneden's und Neyt's auch für das Ei. Hier wie dort entspricht einem bestimmten Stadium der Kernmetamorphose in den Präparaten der belgischen Forscher eine viel frühere Phase der Archoplasma-Umbildungen als in meinen Präparaten. Vielleicht hängen diese Unterschiede mit einer verschieden raschen Entwicklung der Eier zusammen.

VIII. Abnormes und Pathologisches.

Beim Studium meiner Präparate habe ich stets mit besonderer Aufmerksamkeit auf solche Eier geachtet, welche in irgend welcher Weise Abweichungen von dem normalen Zustand darzubieten schienen. Denn fast jede abnorme Figur wird ja, indem sie von den mehrfachen, ja oft vielen Möglichkeiten, welche wir als Ursachen und Bedingungen einer Erscheinung zunächst zulassen müssen, die eine oder andere ausschließt, unsere Einsicht fördern und unser Urteil fester gestalten müssen.

Seitdem wir durch die grundlegenden experimentellen Untersuchungen der Brüder Hertwig gelernt haben, viele der interessantesten pathologischen Zustände in Zellen an geeigneten Objekten künstlich zu erzeugen, mag es vielleicht als eine überflüssige Mühe erscheinen, die gleichen oder ähnliche Erscheinungen als zufällige Vorkommnisse aus Tausenden von normal sich entwickelnden Eiern herauszusuchen. Allein es kommt uns ja

nicht nur darauf an, einen abnormen Zustand überhaupt kennen zu lernen, sondern auch, ihn gerade an einem Objekt zu studieren, das vermöge der Beschaffenheit seiner einzelnen Teile die günstigsten Bedingungen für die Untersuchung darbietet; und da stehen eben nach allen bisherigen Erfahrungen die Eier von Ascaris megalocephala obenan. Darum würde es sich wohl verlohnen, gerade an diesen, experimenteller Beeinflussung nicht zugänglichen Eiern abnormen und pathologischen Entwicklungszuständen eine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Leider ist die Zahl solcher abnormer Eier in meinen Präparaten nur eine sehr geringe. Einige davon, die hier zu besprechen wären, so die Fig. 45—47, 61, 62, 63, 73 u. 84 habe ich schon an verschiedenen Stellen vorweggenommen, weil sie die aus den normalen Bildern gezogenen Folgerungen in wirksamer Weise unterstützen konnten. Hier bleiben nur noch einige weiter abliegende Fälle übrig von sehr verschiedener Art.

Den Anfang mag das Ei machen, das in Fig. 94 abgebildet ist. Dasselbe fand sich unter Eiern, deren Geschlechtskerne, zur Teilung vorbereitet, je zwei leicht zu verfolgende Knäuelfäden erkennen lassen. Das zu besprechende Ei hat in normaler Weise die beiden Perivitellinhüllen und zwei Richtungskörper gebildet und zeigt, wie die umliegenden, im Kern zwei Chromatinschleifen. Allein während die anderen Eier z w e i solche Kerne (Ei- und Spermakern) besitzen, findet sich in unserem Ei nur ein einziger Kern. Dagegen enthält das Ei außerdem, der Oberfläche dicht angelagert, ein unzweifelhaftes Spermatozoon.

Um auf Einzelheiten einzugehen, so stimmt der Kern in seiner Größe mit einem der normalen Geschlechtskerne des gleichen Stadiums überein. Dieser Umstand, sowie das Vorhandensein von nur zwei Kernfäden schließt die Möglichkeit, daß hier ein durch Verschmelzung entstandener erster Furchungskern vorliege, aus und läßt nur die Deutung des Kerns als E i k e r n zu. Ein Spermakern also fehlt, und die Ursache dieses Mangels gibt uns das Präparat selbst zu erkennen: das eingedrungene Spermatozoon ist aus einem Grund, den wir nicht kennen, dicht unter der Eioberfläche liegen geblieben und hat sich nicht weiter entwickelt. Der Kern des Samenkörpers ist von gleicher Größe, Form und Färbbarkeit und ebenso homogen, wie der eines freien Spermatozoons, und der Protoplasmakörper zeigt etwa das Aussehen, wie normal während der Bildung des ersten Richtungskörpers. Auffallend an demselben ist nur das eine, daß er nicht die geringste Spur von Färbung aufweist, während er unter gewöhn-

lichen Verhältnissen auch noch als spärlicher Rest seine Affinität für Karmin bewahrt.

Was das Präparat zunächst lehrt, das ist, daß der Vorgang der Richtungskörperbildung mit allem, was daran hängt, vor sich gehen kann, ohne daß das Spermatozoon die sonst während dieser Zeit erfolgenden Umbildungen erfährt. Es scheint vielmehr, daß der einmalige Anstoß, den das Spermatozoon bei seinem Eindringen, sei es in mechanischer oder chemischer oder irgend einer anderen Weise gibt, ausreicht, um den Prozeß der Eireifung ins Rollen und zum Ablauf zu bringen. Es würde dies ja am besten übereinstimmen mit dem Umstand, daß die Bildung der Richtungskörper ohne Zweifel einmal ein vom Eindringen des Samenkörpers unabhängiger Vorgang war, der erst sekundär in Abhängigkeit davon getreten ist, — eine Änderung, die wohl dadurch zustandekam, daß lediglich die Einleitung der Reifungsvorgänge von dem Eindringen des Spermatozoons abhängig gemacht wurde.

Merkwürdiger ist an unserem Ei, daß nicht nur die Bildung der Richtungskörper in normaler Weise abläuft, sondern daß weiterhin auch der Eikern sich wie gewöhnlich entwickelt, d. h. sich, durch die Kontraktion seines Kerngerüstes zu zwei Schleifen, für die Furchung vorbereitet. Während die Eireifung ja bei vielen Eiern vom Spermatozoon unabhängig ist, sehen wir doch die Vorbereitung der weiblichen Kernsubstanz zur Furchung sonst überall entweder erst nach der Vereinigung des Eikerns mit dem Spermakern oder wenigstens unter gleichzeitiger Entwicklung des männlichen Kerns sich vollziehen. Unser Ei lehrt, daß auch das letztere nicht unerläßlich ist.

Die interessanteste Frage, die sich an den Fall knüpft, ist jedenfalls die: Wie würde sich das Ei weiter entwickeln? Vor allem: würde es sich teilen?

Ich glaube, daß diese Frage verneint werden muß. Denn zur Teilung genügt ja nicht die Metamorphose des Kerns, sondern es sind auch Organe des Zellkörpers, die beiden Archoplasmakugeln mit ihren Centrosomen, notwendig. Und diese Organe, die auf dem fraglichen Stadium und in allen umliegenden Eiern deutlich zu erkennen sind, fehlen in unserem Ei vollständig. Die körnige Substanz, das Archoplasma, ist zwar zerstreut vorhanden, aber es fehlen die dasselbe beherrschenden Centra, ohne die eine Teilung nicht möglich ist.

Dieser Mangel in unserem Ei gegenüber gleichalterigen anderen muß, meines Erachtens, als das wichtigste Verhalten an dem

Präparat hervorgehoben werden. Denn dadurch wird einerseits aufs neue und schlagendste der in dieser Arbeit schon wiederholt ausgesprochene Satz bestätigt, daß die für die Teilung notwendigen Umbildungen im Kern und in der Zellsubstanz zwei voneinander unabhängige Vorgänge sind, die nur für gewöhnlich geregelt ineinandergreifen; andererseits kann der Mangel der Teilungscentra in einem, soweit wir sehen, ganz gesunden Ei wohl nur dem allein abnorm sich verhaltenden Spermatozoon zur Last gelegt werden. Daraus würde sich aber als einfachste Annahme ergeben, daß die Centrosomen, wo sie vorhanden sind, dem Spermatozoon entstammen, eine Annahme, für die ja nicht nur die im IV. Abschnitt beschriebenen Verhältnisse normaler Eier sprechen, sondern die auch durch die Vergleichung mit dem Befruchtungsvorgang bei anderen Tieren in hohem Grade wahrscheinlich gemacht wird.

Eine ganz andere Art von Abnormität zeigen die in Fig. 88 bis 92 abgebildeten Eier. Es handelt sich an diesen Präparaten um Abweichungen von den sonst so konstanten Zahlenverhältnissen der chromatischen Elemente. Das Keimbläschen des Eies von Ascaris megalocephala (Typus Carnoy) besitzt bekanntlich zwei chromatische Elemente, die in Gestalt von je vier zu einem prismatischen Körper vereinigten Stäbchen in die erste Richtungsspindel eintreten und hier halbiert werden. Zwei von den hierdurch gebildeten Doppelstäbchen gelangen in den ersten Richtungskörper, die zwei anderen bleiben im Ei und werden nun in der zweiten Richtungsspindel abermals halbiert. So erhält der zweite Richtungskörper zwei einfache Stäbchen, während zwei gleiche dem jetzt reifen Ei zu teil werden, wo sie sich in den Eikern umbilden. Auch der Spermakern geht, wie man häufig konstatieren kann, aus zwei chromatischen Elementen hervor. Bei der Auflösung der Geschlechtskerne entwickeln sich aus jedem derselben zwei Chromatinschleifen, so daß die erste Furchungsspindel deren stets vier enthält. Vier Schleifen finden wir dann weiterhin in den Teilungsfiguren der beiden primären Furchungskugeln. In diesen Zahlenverhältnissen spricht sich nicht nur durch die Konstanz, mit der sie in allen Eiern wiederkehren, eine strenge Gesetzmäßigkeit aus, sondern es liegt überdies in der numerischen Gleichheit der Elemente aufeinanderfolgender Kerngenerationen ein entschiedener Hinweis dafür, daß die Zahl der aus einem ruhenden

Kern hervorgehenden chromatischen Elemente durch die Zahl der in die Bildung dieses Kerns eingegangenen Elemente bestimmt wird.

Für die Entscheidung der hiermit angeregten Frage sind nun von großer Bedeutung Fälle von Verschleppung einzelner Kernelemente, wie solche bei der Bildung der Richtungskörper vorkommen und wie ich sie im ersten Heft dieser Studien eingehend beschrieben habe. Während man im allgemeinen nur dadurch, daß man eine sich teilende Zelle gewissermaßen in flagranti ertappt, lediglich das Faktum der Verschleppung konstatieren kann, lassen sich in den Eiern von Ascaris megalocephala auch die Folgen, die ein solches in den unrechten Kern geratenes Element hier und in den folgenden Generationen bedingt, noch auf lange hinaus mit voller Sicherheit angeben. Diese Möglichkeit ist dadurch bedingt, daß die Elemente, welche in den Richtungskörpern entfernt worden sind, fast gar keine Veränderungen erleiden, so daß man noch in späteren Furchungsstadien die zwei Doppelstäbchen des ersten, die zwei einfachen des zweiten Richtungskörpers, im ganzen also sechs[1]) dem Ei nicht angehörige Elemente in den Eihüllen nachweisen kann. Ist nun diese Zahl einmal vermehrt oder vermindert, so ist es vollkommen sicher, daß jedes in den Richtungskörpern fehlende Element in das Ei aufgenommen worden ist, während jedes in den Richtungskörpern überzählige dem Ei fehlen muß. So erlaubt hier also die einfache Untersuchung der Richtungskörper auszusagen, aus wie vielen Elementen der Eikern entstanden ist, und wenn nun im befruchteten Ei oder in den Furchungskugeln wieder eine Zählung der Elemente möglich ist, so kann man nachsehen, ob die hier bestehende Zahl durch die Verschleppung beeinflußt worden ist oder nicht. Und da ergibt sich nun die wichtige Thatsache, daß sich für jedes in den Richtungskörpern fehlende Stäbchen im Ei eine Schleife über die normale Zahl nachweisen läßt.

Bevor ich die Präparate, welche diesen Satz beweisen, beschreibe, möchte ich noch zu einem im I. Heft mitgeteilten Fall von Verschleppung einen Nachtrag liefern. Ich habe dort in Fig. 53 (Taf. II) ein Ei gezeichnet, das zwischen der Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers abgetötet worden ist. Im Richtungs-

1) Ich rechne der Einfachheit wegen jedes Doppelstäbchen des I. Richtungskörpers als zwei Elemente, was ja auch insofern gerechtfertigt ist, als der I. Richtungskörper eigentlich zwei Zellen mit je zwei einfachen Stäbchen repräsentiert.

körper findet sich an Stelle der normalen zwei Doppelstäbchen ein solches Doppelelement und daneben ein einfaches Stäbchen, die andere Hälfte dieses letzteren Elements ist im Ei zurückgeblieben. Ich habe bei der Beschreibung dieses Eies (p. 56) hervorgehoben, daß es interessant wäre, zu sehen, wie sich dieses Stück im weiteren Verlauf verhält, daß es mir aber bis dahin nicht möglich war, ein Folgestadium aufzufinden. Seitdem sind mir nun zwei solche zu Gesicht gekommen; es sind die beiden in Fig. 91 und 92 dieses Heftes abgebildeten Eier. Beide zeigen im ersten Richtungskörper ein doppeltes und ein einfaches Stäbchen und lassen sich dadurch mit Sicherheit als Weiterbildungen des damals beschriebenen Eies erkennen. Das Ei der Fig. 91 besitzt eine fertige zweite Richtungsspindel und in dieser findet sich das abnormerweise zurückgebliebene Stäbchen neben den zwei normalen Doppelelementen in der Äquatorialebene. Sein weiteres Schicksal ist ungewiß; so viel läßt sich jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß sich dieses Stäbchen nicht teilt, sondern daß es, wie es ist, — wohl vom Zufall bestimmt — entweder dem zweiten Richtungskörper oder dem reifen Ei zu teil wird. Fig. 92 zeigt nun in der That diesen letzteren Ausgang; das verschleppte Element ist im Ei zurückgeblieben und bildet sich hier neben den zwei normalen Elementen in das Gerüst des Eikerns um. Auf die besondere Wichtigkeit gerade dieses Falles werde ich an anderer Stelle zu sprechen kommen.

Was nun die speziell hierher gehörigen Fälle betrifft, so mag zuerst das in Fig. 90 abgebildete Ei betrachtet werden. Bei diesem hat sich während der Reifung insofern eine Irregularität zugetragen, als der zweite Richtungskörper nur ein einziges Chromatinstäbchen erhalten hat, so dass also das andere (der erste Richtungskörper ist normal gebildet) im Ei zurückgehalten worden sein muß. Schon im I. Heft ist ein solcher Fall zur Sprache gekommen und in Fig. 55 (Taf. II) abgebildet worden. Es handelte sich um ein Ei, das auf dem Stadium der bläschenförmigen Vorkerne abgetötet worden war und in dem sich neben dem normalen Ei- und Spermakern noch ein dritter, etwa halb so grosser Kern vorfand, der ohne Zweifel aus dem verschleppten Element entstanden war. Das in Fig. 90 gezeichnete Ei repräsentiert ein späteres Stadium; es zeigt eine normale zweipolige erste Furchungsspindel mit fertiger Äquatorialplatte; diese aber enthält nicht, wie gewöhnlich, vier, sondern fünf Chromatinschleifen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Plus durch das abnormer-

weise im Ei zurückgebliebene Stäbchen verursacht ist, höchst wahrscheinlich entspricht eine von den fünf Schleifen direkt diesem verschleppten Element. Ein Unterschied zwischen den Schleifen, in der Weise, daß eine derselben von den vier anderen in irgend welcher Hinsicht abwiche, läßt sich nicht nachweisen. Das für den zweiten Richtungskörper bestimmte Stäbchen scheint demnach genau die nämlichen Eigenschaften zu besitzen, wie die Elemente, aus denen sich Ei- und Spermakern aufbauen, jedenfalls ist die Anwesenheit dieses Elements im Ei für die Entwicklung, soweit wir sehen, kein Hindernis.

Während ich einen Fall, wie diesen, nur zweimal beobachtet habe, sind mir wiederholt und auf verschiedenen Stadien andere zu Gesicht gekommen, die sich aus der im I. Heft ausführlich beschriebenen abnormen Richtungskörperbildung ableiten. Wie dort auseinandergesetzt worden ist, findet sich in meinen Präparaten eine nicht geringe Zahl von Eiern, in denen infolge tangentialer Stellung der ersten Richtungsspindel zwar eine Teilung der chromatischen Elemente, aber keine Zellteilung eintritt, so daß die zwei, normalerweise im ersten Richtungskörper abgetrennten Doppelstäbchen im Ei verbleiben. Die zweite Richtungsspindel enthält demnach — anstatt zwei — vier chromatische Elemente, die nun hier eine reguläre Teilung mit Ausstoßung der vier äußeren Hälften in einem einzigen Richtungskörper erleiden. Der Eikern entsteht in diesen Fällen nicht aus zwei, sondern aus vier Stäbchen.

Bis hierher ist dieser Entwicklungsgang im I. Heft verfolgt worden; die in Fig. 88 und 89 (Taf. V) abgebildeten Eier repräsentieren Stadien aus seinem weiteren Verlauf. In der ersteren Figur sehen wir die beiden Geschlechtskerne zur Zeit ihrer Auflösung, die Membranen scheinen vor kurzem geschwunden zu sein, die chromatischen Elemente zeigen durch ihre Gruppierung noch an, wie sie auf die beiden Kerne zu beziehen sind. Aus dem einen Kern sind, wie gewöhnlich, zwei Schleifen hervorgegangen, aus dem anderen dagegen deren vier. Es ist nur ein einziger Richtungskörper vorhanden, dessen Elementenzahl sich gleichfalls mit voller Sicherheit auf vier bestimmen läßt. Die Interpretation der Figur kann demnach nicht zweifelhaft sein: in die Bildung des Eikerns sind vier Chromatinstäbchen eingegangen, und als Folge davon gehen auch wieder vier Schleifen aus demselben hervor.

Ein späteres Stadium zeigt Fig. 89a, b. Das Ei, das sich durch den Besitz eines einzigen, vier Stäbchen umschließenden

Richtungskörpers als dem gleichen abnormen Entwicklungsgang angehörig kennzeichnet, enthält eine reguläre zweipolige Furchungsspindel mit noch ziemlich nahe benachbarten Tochterplattten. Diese aber sind dadurch von den gewöhnlichen verschieden, daß sie, anstatt aus vier, aus je sechs chromatischen Elementen bestehen (Fig. 89 b). Wir sind berechtigt, zwei Paare dieser Schwesterschleifen auf den Spermakern, die übrigen vier Paare auf den Eikern zurückzuführen.

Diese Abnormitäten sind nun nach verschiedener Richtung bedeutungsvoll. Erstlich belehren sie uns, wie schon im I. Heft hervorgehoben worden ist, bis zu einem gewissen Grad über die Qualität der in den Richtungskörpern entfernten chromatischen Elemente, indem sie darthun, daß diese Körper sich genau wie die normalerweise dem Ei zugeteilten Stäbchen weiter entwickeln, wofern sie nur unter die gleichen Bedingungen gebracht werden wie diese. Weiterhin lassen die beschriebenen Fälle kaum einen Zweifel, daß das Verbleiben der für die Richtungskörper bestimmten Elemente im Ei die normale Entwicklung nicht im mindesten beeinträchtigt, so daß die Bedeutung der Richtungskörper nicht in der Beseitigung eines, sei es quantitativ, sei es qualitativ, unbrauchbaren oder hinderlichen Teiles der chromatischen Kernsubstanz gesehen werden kann.

Worauf ich hier aber ganz besonders aufmerksam machen möchte, das ist die Wichtigkeit dieser abnormen Eier für die Frage nach den Bedingungen der Konstanz in der Zahl der Elemente einer bestimmten Zellenart, sowie nach den Schicksalen der chromatischen Elemente im ruhenden Kern. Die normalen Verhältnisse lehren uns zwar, daß in einer bestimmten Zellenart bei jeder karyokinetischen Teilung stets die gleiche Zahl von Kernelementen auftritt, aber diese Zahlenkonstanz an sich läßt noch verschiedene Möglichkeiten zu, durch die man dieselbe sich verursacht denken könnte. Erst die beschriebenen Eier mit überzähligen Kernelementen gewähren uns eine tiefere Einsicht in diese Zahlenbeziehungen. Nachdem wir durch dieselben erfahren haben, daß die für das befruchtete Ei von Ascaris megalocephala typische Vierzahl nur dann auftritt, wenn die Zelle bei ihrer Entstehung vier Elemente in sich aufgenommen hat, während jedes der Zelle über diese Zahl hinaus zugeteilte Element auch bei der nächsten Teilung eine entsprechende Vermehrung der Elementzahl zur Folge hat, dürfen wir den Satz aufstellen, daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chro-

matischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat. Die im allgemeinen herrschende Konstanz der Elementzahl erklärt sich daraus einfach so, daß im regulären Verlauf von den beiden aus einer Teilung entstehenden Tochterzellen die eine genau die gleiche Zahl von Elementen erhält wie die andere, nämlich die Zahl, die auch in der Mutterzelle bestanden hat.

Die erkannte Abhängigkeit der Elementzahl eines zur Teilung sich anschickenden Kerns von der Zahl, die in die Bildung dieses Kerns eingegangen ist, bildet eine wichtige Ergänzung zu den im VI. Abschnitt aus dem Studium der Blastomerenkerne gezogenen Folgerungen, indem sie von einer ganz anderen Seite her gleichfalls zu der Annahme hindrängt, daß die chromatischen Elemente während der Dauer des ruhenden Kerns als selbständige Gebilde bestehen bleiben.

Von den beschriebenen abnormen Eiern erfordert nun die Fig. 89 noch eine besondere Betrachtung, in Hinblick nämlich auf die Vermutung van Beneden's (pag. 343), daß die Tochterelemente im Ei von Ascaris megalocephala zuweilen durch eine zweite Längsspaltung verdoppelt werden, wie eine solche Verdoppelung bekanntlich von Flemming für die Spermatocyten von Salamandra als ein ganz reguläres Vorkommnis nachgewiesen worden ist. Ich bin der Überzeugung, daß van Beneden seine Annahme aus abnormen Eiern geschöpft hat, wie ein solches in meiner Fig. 89 gezeichnet ist. Daß in meinen Präparaten, soweit ich dieselben studiert habe, eine Längsspaltung der Tochterelemente nirgends besteht, dessen bin ich sicher; daß dieselbe ausnahmsweise als pathologische Erscheinung vorkommen könnte, läßt sich natürlich nicht in Abrede stellen, müßte aber jedenfalls ganz streng bewiesen werden. Und diesen Beweis hat van Beneden, wie er ja selbst hervorhebt, nicht erbracht. Seine Vermutung gründet sich vielmehr einerseits darauf, daß er in den Tochterplatten öfter anstatt 8 Enden, wie zu erwarten wäre, deren mehr (16 oder nahezu 16) zählen oder schätzen konnte, sodann darauf, daß auf einem gewissen Stadium des Auseinanderweichens der Tochterplatten die gegen den Äquator abbiegenden Enden viel schlanker gefunden werden als vorher. Diese beiden Momente können jedoch, so wenig wie der hervorgehobene Parallelismus der Enden, genügen, um eine Längsspaltung der Tochterelemente wahrscheinlich zu

machen. Denn die allmähliche Verdünnung der Schleifenenden tritt, wie ich im V. Abschnitt gezeigt habe, stets auf, wenn zwei Schwesterschleifen lange miteinander in Verbindung bleiben, sie ist die Folge einer Dehnung; und eine die Achtzahl überschreitende Zahl von Schleifenenden kann auch dadurch verursacht sein, daß schon in der Äquatorialplatte mehr als vier Schleifen vorhanden waren, wie dies für meine Fig. 89 der Fall ist. In der That hat dieses Bild mit Fig. 8 (Taf. XIX[ter]) bei van Beneden große Ähnlichkeit. Beide Figuren lassen auf der dem Beschauer zugekehrten Seite der Kerntonne acht Enden zählen, so daß, wo die Zählung der übrigen nicht vorgenommen wird, der Verdacht auf 16 oder nahezu 16 begründet erscheint. Um zu entscheiden, ob hier eine Vermehrung der Tochterelemente durch Längsspaltung stattgefunden hat, oder ob schon in der Äquatorialplatte mehr als vier Schleifen vorhanden waren, dazu wäre es unerläßlich, das Ei so lange zu drehen, bis man die Tochterplatten in der Flächenansicht vor sich hat. Einmal ist es nur bei dieser Lage möglich, die Zahl der Elemente mit Sicherheit zu bestimmen, und zweitens würde es sich ja, selbst wenn wirklich acht Tochterschleifen jederseits vorhanden wären, vor allem noch darum handeln, die gegenseitige Gruppierung derselben festzustellen, was gleichfalls nur bei der Betrachtung von der Fläche ausgeführt werden kann. van Beneden hat für jene Fälle, für die er eine zweite Längsspaltung vermutet, weder die Zahl der Elemente, noch deren Stellung zu einander ermittelt, und somit ist die Vermutung, daß von Anfang an mehr als vier Schleifen vorhanden waren, wohl begründet. Daß ich die van Beneden'schen Bilder (Fig. 8 und 9, Taf. XIX[ter]) gerade auf die von mir beschriebenen Fälle abnormer Richtungskörperbildung zurückführen möchte, das hat vor allem seinen Grund in der Häufigkeit, in der ich diesen abnormen Entwicklungsgang in meinen Präparaten vorfinde. Ich halte es demgemäß für wahrscheinlich, es möchte derselbe überhaupt nicht selten sein, um so mehr, als auch Carnoy (4) und Zacharias (9), der erstere in Fig. 39 (Taf. II), der letztere in Fig. 12 (Taf. IX) Abbildungen geben, die, wie ich schon im vorigen Heft ausgesprochen habe, nur in diesem Sinne erklärt werden können. van Beneden selbst zeichnet in Fig. 3 (Taf. XIX[ter]) einen zweiten (vielleicht einzigen) Richtungskörper mit vier Elementen, und von seinen Fig. 8 und 9 dieser Tafel, welche mehr als acht Enden in den Tochterplatten enthalten, läßt die letztere im Richtungskörper mehr als zwei Elemente erkennen (es sind drei gezeichnet), während in Fig. 8

12

kein Richtungskörper eingezeichnet ist. Also steht auch in dieser Hinsicht meiner Deutung kein Hindernis im Wege.

Zum Schluß haben wir noch einige Eier zu betrachten, in denen die Zahl der Centrosomen und damit die Zahl der Archoplasmakugeln nicht als zwei beträgt. Fig. 85 stellt ein Ei mit drei Centrosomen dar, Fig. 86 ein sich daraus ableitendes abnormes Furchungsstadium, Fig. 93 ein Ei mit vier Zentralkörperchen. Es sind dies, wie ich nebenbei erwähnen möchte, außer einem vierten, nicht gezeichneten Ei, die einzigen Fälle, in denen ich (bei Ascaris megalocephala) die normale Zweizahl der Pole überschritten fand. Wie die abnorme Zahl in den genannten Eiern zustande gekommen ist, darüber wären nur Vermutungen möglich, die um so unbestimmter sein müßten, als ja schon die Herkunft der zwei normalen Zentralkörperchen nicht mit Sicherheit ermittelt werden konnte. Nur so viel glaube ich behaupten zu dürfen, daß die über das Normale hinausgehende Zahl nicht etwa darauf zurückgeführt werden kann, daß mehr als ein Spermatozoon eingedrungen ist. Denn Polyspermie müßte ohne Zweifel zu einer Vermehrung der chromatischen Snbstanz um zwei Elemente für je ein Spermatozoon führen, während in den Eiern der Fig. 85 und 93, in denen eine Zählung möglich ist, nur, wie gewöhnlich, vier Elemente vorhanden sind, die sich überdies in keiner Weise von denen normaler Eier unterscheiden lassen.

Bieten demnach die in Rede stehenden Eier kein Interesse für die Abstammung der Centrosomen, so vermögen sie doch über die Beziehungen dieser Körperchen zur Kern- und Zellteilung einige Aufschlüsse zu gewähren.

Das Ei der Fig. 85 zeigt eine normale zweipolige Furchungsspindel mit fast fertiger Aquatorialplatte, die, wie erwähnt, aus vier chromatischen Elementen gebildet ist. Außer dieser Teilungsfigur enthält das Ei noch eine dritte, etwa gleich mächtige Archoplasmasonne mit deutlichem Zentralkörperchen, die aber zu den chromatischen Elementen in gar keiner Beziehung steht und demgemäß nach allen Richtungen gleichartig, d. h. nach Art der Polradien entwickelt ist. Warum diese Kugel wohl an der karyokinetischen Figur keinen Anteil genommen hat und daß sie einen solchen nicht mehr gewinnen wird, das wird sich bei der Besprechung der Fig. 93 ergeben.

Nur darauf mag schon hier hingewiesen werden, wie klar aus unserem Ei wieder einmal hervorgeht, daß der Einfluß, den die Pole auf die Stellung der Schleifen ausüben, nicht durch eine Fernewirkung verursacht sein kann, sondern ausschließlich durch die an die Elemente herantretenden Archoplasmafibrillen vermittelt wird. Das links gelegene Centrosoma, das eine solche Verbindung nicht erreicht hat, ist ohne jede Einwirkung auf die zwischen den beiden anderen Zentralkörperchen zu einer Äquatorialplatte angeordneten chromatischen Elemente geblieben.

Was der Fig. 85 vor allem Wichtigkeit verleiht, das ist das zugehörige Folgestadium; denn ein solches haben wir ohne Zweifel in Fig. 86 vor uns. Hier sehen wir drei Furchungszellen, zwei größere und eine kleinere, die schon durch die Art, wie sie ineinander gefügt sind, erkennen lassen, daß sie durch eine simultane Dreiteilung des Eies entstanden sind. Die zwei größeren Zellen enthalten die charakteristischen ruhenden Blastomerenkerne, die in der zwischen Schwesterzellen üblichen Weise zu einander orientiert sind, die kleinere zeigt keine Spur eines Kerns. Dagegen besitzt sie, wie jene beiden, eine unzweifelhafte Archoplasmakugel mit Centrosoma. Die nach diesen, teils positiven, teils negativen Merkmalen schon sehr unwahrscheinliche Vermutung, es könne sich in dieser Zelle um einen abnorm großen zweiten Richtungskörper handeln, wird durch das Vorhandensein eines ganz typischen solchen Körperchens ausgeschlossen.

Bleibt demnach keine andere Möglichkeit als die, das Ei der Fig. 86 auf ein solches zurückzuführen, wie Fig. 85 es zeigt, so leitet es sich aus diesem in der Weise ab, daß sich, nach erfolgter Teilung und Trennung der chromatischen Elemente, nicht nur zwischen den beiden Polkörperchen der Spindel, sondern auch zwischen einem jeden von diesen und dem an der karyokinetischen Figur nicht beteiligten Centrosoma eine Scheidung des Zellkörpers vermittelst Zellplatte und Einschnürung vollzogen hat. Daraus ergibt sich also eine vollkommene Unabhängigkeit der Zellteilung vom Kern; auch zwei Archoplasmakugeln, die nicht durch chromatische Elemente miteinander in Verbindung gestanden haben, besitzen die Fähigkeit, auf einem gewissen Stadium zur Bildung einer trennenden Scheidewand zwischen ihren Zentren Veranlassung zu geben; nicht die entstehenden Tochterkerne sind die dynamischen Mittelpunkte, welche den Zellkörper in einzelne Territorien zerlegen, sondern die Centrosomen, gleich-

viel, ob sich dieselben einen Teil des Mutterkerns erobert haben oder nicht.

Was aus der kernlosen Furchungszelle der Fig. 86 weiterhin wird, das habe ich nicht mit voller Sicherheit ermitteln können. Wohl aber habe ich zwei Eier späterer Stadien zu Gesicht bekommen, in denen dem kleinzelligen Furchungsmaterial noch ein größeres kernloses Stück einseitig angelagert war, ein Verhalten, das ich mir nicht anders als durch die Annahme zu erklären vermag, daß in diesen Eiern Folgezustände des durch Fig. 85 und 86 repräsentierten abnormen Entwicklungsganges zu erkennen sind. Da nun in diesen beiden Fällen das vorhandene kernlose Fragment 1) einfach ist und 2) einen entschieden degenerierten Eindruck macht, so würde sich, vorausgesetzt, daß diese Fälle wirklich in der erwähnten Weise zu deuten sind, für die kernlose Furchungszelle der Fig. 86 ergeben, daß sich dieselbe nicht weiter zu teilen vermag, sondern nach einiger Zeit abstirbt, worauf wohl ihre Substanz als Nährmaterial für die übrigen Furchungszellen Verwendung findet.

Wenden wir uns endlich zu dem in Fig. 93 abgebildeten Ei, so ist für dieses das Vorhandensein von vier Centrosomen hervorzuheben, die, nahezu in einer Ebene gelegen, zu einem ziemlich regelmäßigen Viereck angeordnet sind. Die Archoplasmaansammlung, die ein jedes dieser Zentren umgibt, ist im Zustand der fädigen Radien, und einige von diesen Fibrillen sind bereits mit den in der typischen Vierzahl vorhandenen chromatischen Elementen in Verbindung getreten: die Spindelbildung ist im Gang.

Solche mehrpolige Figuren sind ja etwas Allbekanntes und somit ist an unserem Ei nichts prinzipiell Neues zu sehen. Allein es scheint mir, daß über diese kombinierten Spindelfiguren manches nicht Unwichtige zu sagen wäre, was noch nicht ausgesprochen worden ist, und so mag Fig. 93 hiezu den konkreten Anlaß geben. Das Ascariden-Ei mit seinen günstigen Untersuchungsbedingungen vermag uns zudem über einen oder den anderen Punkt genaueren Aufschluß zu gewähren als wohl die meisten anderen Zellen.

Die vier Pole des Tetrasters sind mit den Buchstaben *a*—*d*, die chromatischen Elemente mit den Ziffern I—IV bezeichnet. Die Schleife I ist durch Archoplasmafibrillen mit den Zentren *a* und *b*, II mit *b* und *c* verbunden, die Elemente III und IV stehen beide mit den Polen *b* und *d* in Verbindung. Was hieran auffällt, das ist der Umstand, daß jedes chromatische Element nur zu zwei

Polen in Beziehung getreten ist, ohne daß dieses Verhalten in der gegenseitigen Lage der Centrosomen und Schleifen seine Erklärung finden kann, und ohne daß die geringste Aussicht besteht, es könnten die beiden unbeteiligten Pole noch nachträglich eine Verbindung eingehen. Denn es sind durchaus nicht immer die zwei nächstgelegenen Zentralkörperchen, deren Fibrillen sich an eine Schleife anheften, vielmehr sehen wir z. B. das Element IV mit dem Pol *b* in Verbindung, obgleich dieser etwa doppelt so weit von der genannten Schleife entfernt ist als der Pol *c*, von dem kein einziges Fädchen an dieses Element festgeheftet ist.

Wir dürfen also aus der konstatierten Anordnung schließen, daß jede Schleife überhaupt nicht mit mehr als mit zwei Centrosomen in Verbindung treten kann, und dieser Schluß findet seine volle Bestätigung in den zahlreichen sonst bekannten mehrpoligen Figuren, in denen wir jede Schleife als Bestandteil einer zwischen je zwei Polen entwickelten Aquatorialplatte antreffen, was eben nichts anderes heißt, als daß diese Schleife nur mit diesen zwei Polen in Beziehung steht.

Es führt uns dies wieder auf die im V. Abschnitt aufgeworfene Frage zurück, nach welchen Gesetzen denn die Verbindung der chromatischen Elemente mit den normalen zwei Centrosomen geregelt wird. Ich habe dort auseinandergesetzt, daß die Erscheinungen der regulären Karyokinese die Annahme gewisser Einrichtungen erfordern, welche die Anheftung der Archoplasmafibrillen an die Kernelemente nur in ganz bestimmter Weise erlauben, und ich glaubte diese Einrichtungen in folgenden Sätzen ausdrücken zu können:

1) Die chromatischen Elemente gestatten eine Festheftung der Archoplasmafädchen nur an ihren schmalen Seiten.

2) Ist die erste Fibrille einer Kugel mit der einen Seite einer Schleife in Verbindung getreten, so können die übrigen Fädchen der gleichen Kugel nur gleichfalls an diese Seite sich festsetzen, auch wenn die andere noch frei ist.

3) Ist eine Schleife mit dem einen Pol bereits in Verbindung gebracht, so können sich die Radien des anderen nur an die noch nicht mit Beschlag belegte Seite anheften.

Diese drei Sätze können nun in gleicher Weise auf die mehrpoligen Figuren Anwendung finden, und nur der dritte ist jetzt allgemeiner so auszudrücken, daß eine von einem Pol bereits besetzte Seite eines Elements überhaupt keinem der sonst noch vorhandenen Pole mehr zugänglich ist.

Bei der Besprechung der normalen Spindeln habe ich hervorgehoben, daß das Zustandekommen dieser zweipoligen Figuren anstatt durch die aufgeführten Einrichtungen in einfacherer Weise durch die Annahme erklärt werden könne, es habe jedes der beiden im Mutterelement vorbereiteten Tochterelemente eine gewisse Affinität zu einem der beiden Centrosomen, so daß es von vornherein für dieses bestimmt sei; und auch bei den mehrpoligen Figuren könnte die Thatsache, daß jedes chromatische Element nur mit zwei Centrosomen in Verbindung tritt, zunächst zu der Vermutung verleiten, es seien für jede Schleife zwei bestimmte Pole, welche allein ihre Fädchen an dieselbe anheften können.

Um diese Frage zur Entscheidung zu bringen, ist es notwendig, die Verteilung der chromatischen Elemente in den mehrpoligen Figuren etwas genauer ins Auge zu fassen. In Fig. 93 sehen wir den Pol *b* mit allen vier Schleifen in Verbindung gebracht, von dem Pol *d* sind Fädchen an zwei Schleifen herangetreten, die Pole *a* und *c* sind mit je einer Schleife verbunden. Daraus ergeben sich nach Fertigstellung der Figur drei Spindeln, die alle den Pol *b* gemeinsam haben und von denen die Spindel *bd* zwei, die Spindeln *ba* und *bc* je ein Element enthalten. In dieser Anordnung ist nicht die geringste Gesetzmäßigkeit zu erkennen, und eine Vergleichung mit anderen Abbildungen mehrpoliger Figuren lehrt, daß, bei der gleichen Zahl von Polen, sowohl die Zahl und Gruppierung der zwischen denselben entwickelten Spindeln, als auch die Zahlenverhältnisse der in den einzelnen Spindeln enthaltenen chromatischen Elemente innerhalb selbstverständlicher Grenzen vollkommen variable sind.

Während nun nach der Konstitution einzelner von diesen Figuren die oben erwähnte Erklärungsweise, wonach jede Seite einer Schleife nur mit Polen von bestimmter Qualität in Beziehung treten könne, zulässig erscheint, wird eine solche Annahme, wie ich glaube, durch andere Figuren vollkommen ausgeschlossen.

Stellt man sich nämlich, um die normalen zweipoligen Spindeln zu erklären, vor, daß die beiden Centrosomen in gewisser Hinsicht entgegengesetzte Eigenschaften besitzen und daß ein dieser Polarität entsprechender Gegensatz auch zwischen den in einem Mutterelement vorbereiteten Tochterelementen bestehe, so zwar, daß jedes von diesen nur mit einem bestimmten Pol verbunden werden könne, so muß man schon für die dreipoligen Figuren zugeben, daß unter den hier vorhandenen Centrosomen zwei von

der gleichen Art sind. Und daraus ergeben sich Folgerungen, welche mit der Konstitution vieler mehrpoliger Teilungsfiguren in Widerspruch stehen. Wenn wir z. B. in einer Zelle vier als Ecken eines Quadrats zu einander orientierte Centrosomen haben, und diese stehen, den Seiten des Quadrats entsprechend, durch vier Spindeln miteinander in Verbindung, so ist dies unter den gemachten Voraussetzungen nur dann möglich, wenn die Zentralkörperchen je zweier einander opponierter Ecken untereinander gleich und zu denen der beiden anderen Ecken entgegengesetzt polarisiert sind. Denn nur unter dieser Annahme besitzt jede der vier Spindeln Pole ungleicher Art. Nun sehen wir aber häufig, daß in solchen Figuren nicht nur den vier Seiten des Quadrats entsprechend Spindeln entwickelt sind, sondern auch in diagonaler Richtung[1]), und dies wären dann Spindeln mit gleichartigen Polen, die unter den aufgestellten Voraussetzungen nicht vorkommen dürften. Das Gleiche gilt für die dreipoligen Figuren mit drei Spindeln[2]).

Solche und ähnliche Anordnungen scheinen es mir außer Zweifel zu stellen, daß zunächst jeder der vorhandenen Pole die Fähigkeit besitzt, mit jeder Seite eines jeden chromatischen Elements eine Verbindung einzugehen, und daß das Resultat, wonach jedes Element nur mit zwei an entgegengesetzte Seiten herantretenden Archoplasma-

---

1) Derartige Figuren finden sich bei O. u. R. Hertwig (Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang etc. Jena 1887) in Fig. 3 und 5 (Tafel III).

2) Es mag hier nebenbei noch eine andere Frage berührt werden, die durch derartige Figuren ihre Erledigung findet. Man hat sehr häufig, wenn auch mit aller Reserve, die karyokinetischen Linien mit den zwischen elektrischen Polen bestehenden Kraftlinien verglichen, und in der That ist ja die Ähnlichkeit oft eine sehr große. Ganz abgesehen nun davon, daß die Entwicklung der karyokinetischen Figur meines Erachtens dazu zwingt, diesen Vergleich nicht über einen rein oberflächlichen zu erheben, vermögen auch ohne weiteres die dreipoligen Figuren mit drei Spindeln die Unmöglichkeit einer übereinstimmenden Erklärung beider Liniensysteme darzuthun. Denn die karyokinetischen Linien entsprechen in ihrem Verlauf den Kraftlinien einander anziehender Punkte, es müßte also der eine Pol positiv, der andere negativ sein. Bestehen nun drei Pole, so müßten zwei davon gleichnamig sein; zwischen diesen wären also Kraftlinien, wie sie in den Spindelfasern zum Ausdruck kämen, unmöglich, während thatsächlich in diesen Figuren meistens alle drei Pole paarweise durch Spindeln miteinander in Verbindung stehen.

systemen verbunden ist, durch die schon im V. Abschnitt aufgestellten drei Gesetze erklärt werden muß.

Diese gestatten wenigstens, von den außerordentlichen Variationen in der Konstitution mehrpoliger Teilungsfiguren in einfachster Weise Rechenschaft zu geben. Während die in den 3 Sätzen ausgesprochenen Einrichtungen vollkommen genügen, um bei Anwesenheit nur zweier Pole stets das gleiche Resultat zu sichern, lassen sie, sobald mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind, eine mit deren Zahl sich immer mehr steigernde Mannigfaltigkeit der Anordnung zu, indem es ja nun noch darauf ankommt, welcher Pol bei der Besetzung einer Elementseite den übrigen (soweit diese nicht schon durch Verbindung mit der Schwesterseite konkurrenzunfähig geworden sind) zuvorkommt. Bei einem solchen zeitlichen Wettstreit müssen rein zufällige, in jedem Fall wieder anders sich gestaltende Verhältnisse den Ausschlag geben; die Konstitution einer mehrpoligen Teilungsfigur ist also Sache des Zufalls.

Um nur einige Beispiele anzuführen, so kann bei Vorhandensein dreier Centrosomen entweder eine Spindel (Fig. 85) oder es können zwei mit einem gemeinsamen Pol, oder drei Spindeln mit paarweise gemeinsamen Polen bestehen, bei Anwesenheit von vier Zentralkörperchen kann die Zahl der Spindeln zwischen eins und sechs variieren. Selbstverständlich ist diese Zahl auch von der Zahl der vorhandenen chromatischen Elemente abhängig; im Ei von Ascaris megalocephala mit seinen vier Schleifen kann die vierpolige Figur höchstens vier Spindeln enthalten.

Aus den angeführten Variationen folgt sofort, daß bei mehrpoligen Teilungsfiguren sowohl die Zahl als auch die Chromatinmenge der entstehenden Tochterkerne eine sehr wechselnde ist. In Fig. 93 werden vier Tochterkerne entstehen, von denen der dem Centrosoma *b* zugehörige aus vier, der zu *d* gehörige aus zwei Tochterelementen sich aufbauen wird, während die beiden übrigen Kerne aus je einem Element ihre Entstehung nehmen werden [1]). Die Zahl der Tochterkerne ist demnach identisch mit

1) Ich habe ein einziges, an eine der Fig. 93 ähnliche Figur sich anschließendes abnormes Furchungsstadium gesehen, das mir aber, ehe ich es gezeichnet hatte, verloren ging. Es waren vier ziemlich gleich große Furchungszellen vorhanden, die durch die gegenseitige Stellung ihrer Kerne erkennen ließen, daß sie durch eine direkte Vierteilung des Eies entstanden waren. Die Kerne waren sämtlich kleiner als die normaler Blastomeren, und nach ungefährer

der Zahl der Centrosomen, die an der Bildung von Spindeln beteiligt sind, die Zahl der Elemente, welche einem bestimmten Kern zu teil werden, gleich der Zahl der Mutterelemente, mit denen das zugehörige Centrosoma in Verbindung getreten war. Da nun in den mehrpoligen Figuren die Kombination der Zentralkörperchen zu Spindeln und die Zahl der Elemente in diesen vom Zufall abhängig sind, so ist auch die Zahl, Größe und — falls wir den einzelnen chromatischen Elementen verschiedene Qualitäten zuerkennen müssen — auch die Qualität der entstehenden Tochterkerne vom Zufall bestimmt.

Die Karyokinese, die bei Anwesenheit zweier Pole ein Mechanismus von nahezu idealer Vollkommenheit ist, um einen Kern in zwei quantitativ und qualitativ identische Tochterkerne zu zerlegen, sie verkehrt diese Vorzüge gerade in das Gegenteil, sobald eine größere Zahl von Centrosomen in Wirksamkeit tritt; und ein viel roherer Prozeß könnte eher imstande sein, bei einer simultanen Mehrteilung des Kerns gleiche Tochterkerne herzustellen, als die so sorgfältig arbeitende Karyokinese.

Es ist nicht ohne Interesse, darauf hinzuweisen, daß die mehrpoligen Teilungsfiguren in den Tochterzellen nicht abnorme Zustände der Archoplasmakugeln und Centrosomen, sondern abnorme Kerne bedingen, nämlich Kerne, deren Elementzahl von der regulären bis Null wechseln kann, in welch letzterem Fall die Zelle eben überhaupt keinen Kern besitzt (wie in Fig. 86). In dem Ei der Fig. 93 sind die Kernverhältnisse ohne Zweifel normale, es bestehen vier Schleifen, die ganz mit denen anderer Eier übereinstimmen. Nur die achromatische Figur ist pathologisch, indem sie, anstatt zwei, vier Pole aufweist. In den vier Tochterzellen umgekehrt, die aus diesem Ei entstehen werden, werden Archoplasma und Centrosomen ganz normal sein, dagegen die Kerne teilweise abnorm, indem nur einer aus vier Schleifen sich aufbauen wird, die anderen aus zwei und einer Schleife.

Es ergibt sich daraus, daß wohl die Zellsubstanz für eine simultane Mehrteilung eingerichtet ist, nicht aber der Kern, indem sich dieser den mehrpoligen Figuren nicht anzupassen vermag. Sollte bei Vorhandensein von mehr als zwei Polen eine reguläre Kernteilung erfolgen, so müßte jedes chromatische Element sich in so viele Tochterelemente spalten, als Pole bestehen, so daß jedes Centrosoma mit einem dieser Teilstücke in Verbindung treten

---

Schätzung ihrer Größe könnte einer aus drei, einer aus einem, zwei aus je zwei Elementen sich aufgebaut haben.

könnte. Darin, daß dies nicht der Fall ist, vielmehr die Kernsubstanz, ohne alle Rücksicht darauf, wie viele Tochterkerne — der Zahl der Pole nach — voraussichtlich entstehen werden, sich ganz so verhält, wie wenn nur zwei gebildet werden sollten, darin spricht sich der im Verlauf dieser Arbeit schon mehrmals betonte Dualismus der Kernteilungsphänomene von neuem in schlagender Weise aus.

Gerade in dieser Hinsicht verdient die Thatsache besondere Beachtung, daß in dem Ei der Fig. 93 ohne Zweifel zwei ganz normale Geschlechtskerne vorhanden waren.

Man könnte ja glauben — und es ist dies in der That auch ausgesprochen worden —, ein Kern teile sich dann in mehr als zwei Tochterkerne, wenn er außergewöhnlich groß und reich an chromatischer Kernsubstanz sei, es bestehe, mit anderen Worten, zwischen der Größe des Kerns und der Zahl der Pole eine bestimmte Korrelation. Besonders die von den Brüdern Hertwig [1]) experimentell erzeugten Fälle, wo durch Behandlung mit Chinin oder Choral die Teilung des Eies gehemmt war und dann am Kern, der inzwischen an Größe beträchtlich zugenommen hatte, vier Teilungszentren auftraten, scheinen zu Gunsten dieser Anschauung zu sprechen, wie dies auch von den genannten Forschern hervorgehoben worden ist (pag. 153): „Aus der Reihe der mitgeteilten Erscheinungen ist für uns das Wichtigste, daß der Kern in seinen Umgestaltungen aufgehalten wird und sich wesentlich verspätet teilt; in der Zwischenzeit hat er sich aber durch Substanzaufnahme vergrößert, wodurch es ihm ermöglicht wird, sich direkt in vier Stücke zu teilen.“

Im Gegensatz hiezu ist aus meiner Fig. 93, wo trotz einer ganz normalen Menge von Kernsubstanz doch direkte Vierteilung eintritt, zu folgern, daß die Menge der Kernsubstanz und die Zahl der Tochterkerne nicht in Beziehung zu einander stehen. Ich halte es nun für möglich, daß auch in dem Fall der Brüder Hertwig die bedeutende Substanzzunahme des Kerns und die darauf folgende Vierteilung nicht in ursächlichem Zusammenhang stehen, sondern nur zufällig zusammentreffen. Sobald wir nämlich, wie es wohl sicherlich gerechtfertigt ist, die bei Ascaris megalocephala gefundene Individualität der Centrosomen und deren Vermehrung durch Teilung auch für andere Zellen annehmen, läßt sich das

1) O. u. R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

Resultat des Hertwig'schen Experiments in folgender Weise erklären: Durch die Einwirkung von Chinin und Chloral wird zwar der Einfluß der Centrosomen auf Protoplasma und Kern gelähmt; wie aber das Wachsthum der Kernsubstanz ungestört fortschreitet, so geht auch die Entwicklung der Centrosomen ungehindert ihren Gang, und so erleiden diese beiden Körperchen schon im ungefurchten Ei die Teilung, welche bei nicht aufgehobener Einwirkung derselben auf Kern und Protoplasma erst in den beiden Furchungszellen eintreten würde. So sind, wenn nach dem Erlöschen der Chinin- oder Chloralwirkung die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Zellenorganen wieder hergestellt sind, vier Zentralkörperchen vorhanden, die nun zur Bildung einer entsprechenden Teilungsfigur Veranlassung geben müssen.

Daß eine abnorm große Menge von Kernsubstanz nicht eine Vermehrung der Zahl der Tochterkerne zur Folge hat, das scheint mir auch durch die oben beschriebene Fig. 89 bewiesen zu werden, wo eine reguläre zweipolige Spindel sechs Kernelemente, bez. deren Tochterelemente, enthält. Obgleich hier so viel Kernsubstanz vorhanden ist, daß drei Tochterkerne mit der typischen Vierzahl von Elementen gebildet werden könnten, treten doch nur, wie gewöhnlich, deren zwei auf.

Wir haben also auf der einen Seite: Vierteilung des Kerns bei normaler Zahl (und Größe) der chromatischen Elemente, auf der anderen Seite: Zweiteilung bei einer um die Hälfte vermehrten Anzahl von Kernelementen, wonach mir der Schluß unabweisbar erscheint, daß zwischen der Menge der Kernsubstanz und der Zahl der Pole keinerlei Beziehungen obwalten. Der Kern, ob groß, ob klein, trifft unter allen Umständen die nämlichen Vorbereitungen zur Teilung, die in der Bildung isolierter chromatischer Elemente und deren Spaltung in zwei Hälften bestehen; zu wie viel neuen Kernen sich diese Tochterelemente gruppieren werden, ob sie alle wieder in einen einzigen Kern zusammenkommen, oder ob zwei, drei oder mehr Tochterkerne entstehen werden, darauf ist die Kernsubstanz ohne allen Einfluß. Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.

Es mag zum Schluß noch einmal hervorgehoben werden, daß, nach all den angestellten Betrachtungen, die karyokinetischen Prozesse lediglich für eine Zweiteilung des Kerns geschaffen erscheinen, für welche sie ja in der That das, was wir als ihren Zweck ansehen müssen — nämlich die geregelte Verteilung der beiden Hälften eines jeden chromatischen Elements auf die beiden

zu bildenden Tochterzellen — in vollkommener Weise erfüllen. Bei allen mehrpoligen Figuren, bei denen die Zahl der Tochterkerne und die Quantität und Qualität ihrer Substanz vom Zufall abhängig ist, wird der Zweck der Karyokinese verfehlt. Aus diesem Grunde müssen wohl alle mehrpoligen Teilungsfiguren als pathologische bezeichnet werden, und wenn dieselben doch in einer Entwicklung als normal vorkommen sollten, so müssen entweder die Kernelemente in der oben genannten Weise dieser Mehrpoligkeit angepaßt sein, oder es muß sich um die Bildung von Kernen handeln, für die die Menge und Qualität der Kernsubstanz gleichgültig ist.

Nachschrift.

Nachdem die vorstehende Arbeit bereits längere Zeit fertiggestellt war, ist die stattliche Reihe der in kurzer Frist über das Ei von Ascaris megalocephala veröffentlichten Schriften abermals um eine vermehrt worden. Es ist dies die durch eine vorläufige Mitteilung (22) bereits in Aussicht gestellte ausführliche Abhandlung von KULTSCHITZKY [1]).

Als neu in derselben ist anzuführen: 1) der von KULTSCHITZKY zum erstenmal gelieferte Nachweis, daß sowohl Ei- und Spermakern, als auch die Blastomerenkerne achromatische Kernkörperchen enthalten, 2) die Beobachtung, daß die Knäuelfäden eines jeden Kerns vor Ausbildung der Teilungsfigur zu einem dichten Klumpen („Endknäuel") zusammengeballt werden (entsprechend meinen Fig. 25, Taf. I, und 77, Taf. IV), 3) endlich die Angabe, daß sich während der Eireifung von dem zu amöboiden Fortsätzen ausgezogenen Protoplasmakörper des Spermatozoons Teilchen loslösen und als isolierte Körnchen eine Zeit lang im Eiprotoplasma nachgewiesen werden können, ein Verhalten, dem ich jedoch nach eigenen Erfahrungen eine allgemeine Gültigkeit nicht zuerkennen kann.

Abgesehen von den angeführten Punkten, bringt die in Rede stehende Abhandlung nichts, was nicht schon, sorgfältiger untersucht, genauer gezeichnet und ausführlicher beschrieben, in den Arbeiten früherer Autoren enthalten wäre, und somit liegt die Bedeutung der Untersuchungen KULTSCHITZKY's wesentlich darin, daß gewisse zum Teil bestrittene Angaben einzelner Vorgänger von einem unbeeinflußten Beobachter bestätigt werden. Eine solche Stellung nimmt die Abhandlung speziell zu meinen eigenen Ar-

---

1) KULTSCHITZKY, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI.

beiten ein, indem der russische Autor sowohl meine Mitteilungen (10) über die beiden Archoplasmakugeln (soweit seine allerdings spärlichen und durch Zeichnungen nicht illustrierten Angaben reichen) bestätigt, als auch in bezug auf die Bildung der Richtungskörper mit meiner ausführlichen Darstellung (16) vollkommen übereinstimmt, wenigstens in seinen Zeichnungen, wogegen er allerdings in der Auslegung dieser Befunde viel wesentlicher, als es in seiner Beschreibung hervortritt, von meiner Darstellung abweicht. Ich sehe mich deshalb veranlaßt, auf diese Verhältnisse mit einigen Worten einzugehen.

Unter den Bildern, die Kultschitzky von der Bildung der Richtungskörper gibt, ist kein einziges, das nicht in allem Wesentlichen mit einer der von mir gezeichneten Figuren identisch wäre. So hat er besonders die von mir zuerst beschriebenen wichtigen Chromatinbrücken zwischen den Unterabteilungen der zwei vorhandenen Chromatinkörper in ganz der gleichen Weise nachweisen können, und speziell jene beiden Figuren, auf welche er seine von der meinigen abweichende Darstellung gründet (Fig. 1 u. 2, Taf. XXIX), nehmen sich fast wie Kopien meiner in Fig. 15 gezeichneten Abbildungen aus.

Die Berichtigung nun, die Kultschitzky meinen Resultaten zu geben für nötig findet, besteht in Folgendem: 1) behauptet er, in der ersten Richtungsspindel seien zunächst v i e r paarweise verbundene Chromatinstäbchen vorhanden, die sich hier in je zwei Hälften — eine für den Richtungskörper, eine für das Ei — spalten, während ich selbst, im Einklang mit Carnoy, Zacharias und van Gehuchten, schon im Keimbläschen jede Chromatingruppe als aus vier Stäbchen zusammengesetzt nachgewiesen habe; 2) glaubt er, daß nur nach seinen Resultaten die Bildung der Richtungskörper als Karyokinese bezeichnet werden könne.

Betrachten wir zunächst den zweiten Punkt. Kultschitzky stimmt darin mit mir überein, daß er als Kennzeichen der Karyokinese die Teilung (Längsteilung) der chromatischen Elemente und die Wanderung der beiden Hälften zu entgegengesetzten Polen betrachtet. Indem er nun in der ersten Richtungsspindel vier Stäbchen beschreibt, die erst, nachdem sie zur Äquatorialplatte angeordnet sind, eine Längsspaltung erleiden sollen, erhält zwar der Bildungsvorgang des ersten Richtungskörpers entschieden den Charakter der Karyokinese, allein durchaus nicht in höherem Maße als durch meine Darstellung. Denn es ist bekanntlich nicht nötig, ja nicht einmal häufig, daß die Spaltung eines Elements

erst in der fertig ausgebildeten Spindel erfolgt, sondern gewöhnlich finden wir schon in dem noch völlig intakten Kernbläschen jedes Element aus parallelen Schwesterfäden zusammengesetzt — und nichts anderes habe ich für das Keimbläschen von Ascaris meg. beschrieben. Leistet also KULTSCHITZKY's Annahme nicht im mindesten mehr als meine Betrachtungsweise, so stellen sich derselben umgekehrt schon bei der Erklärung der ersten Richtungsfigur erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Denn die paarweise Verbindung je zweier der vier von KULTSCHITZKY angenommenen Elemente durch Chromatinbrücken, also das in seinen Figuren 1 und 2 dargestellte Verhalten, das für meine Auffassung des Vorganges eine wesentliche Stütze bildet, ist für seine Erklärungsweise ein völliges Rätsel und wird demgemäß, seiner Bedeutung nach, von ihm vollständig ignoriert. Wollte man aber auch hiervon absehen, so ist doch so viel sicher, daß sich KULTSCHITZKY durch seine Annahme jegliche Möglichkeit entzieht, die Bildung des zweiten Richtungskörpers als Karyokinese aufrecht zu erhalten. Denn für ihn bestehen in der zweiten Richtungsspindel von Anfang an vier Elemente, von denen einfach zwei ausgestoßen werden, zwei im Ei verbleiben; die von ihm selbst geforderte Teilung der Elemente würde vollkommen fehlen und somit ein Vorgang gegeben sein, den WEISMANN als „Reduktionsteilung“ bezeichnet und den dieser Forscher gerade für die Bildung des zweiten Richtungskörpers postuliert. Nicht nur also, daß der russische Autor sich irrt, wenn er glaubt, nur seine Darstellung könne dem Vorgang den Charakter der Karyokinese wahren, führt im Gegenteil gerade seine Betrachtungsweise zu der Konsequenz, daß wenigstens der Bildung des zweiten Richtungskörpers die wesentlichen Merkmale der karyokinetischen Teilung abgesprochen werden müssen. Vielmehr besteht die einzige Möglichkeit, die Reifung des Eies von Ascaris megalocephala unter die typischen karyokinetischen Phänomene einzureihen, in der von mir aufgestellten und, wie ich glaube, aufs beste begründeten Anschauung, wonach im Keimbläschen dieses Eies (Typus CARNOY) zwei chromatische Elemente enthalten sind, die in der ersten Richtungsspindel regelrecht halbiert werden, worauf die zwei im Ei verbleibenden Tochterelemente eine gleiche Halbierung in der zweiten Richtungsspindel erfahren. Eine besondere Stellung nimmt der Vorgang nur dadurch ein, daß in den primären Tochterelementen, noch ehe dieselben von ihren Schwesterhälften getrennt sind, bereits die nächste Teilung vorbereitet ist, eine Besonderheit, die durch das Fehlen der Kern-

rekonstruktion zwischen den beiden Teilungen möglich wird und die darin in einfachster Weise ihre Erklärung findet. Die Vierteiligkeit von je zwei chromatischen Elementen, das ist demnach der Punkt, dessen Bejahung den Prozeß ohne weiteres als Karyokinese stempelt, dessen Verneinung ihm diesen Charakter unrettbar entzieht; und ich glaube dies wohl am schärfsten zum Ausdruck bringen zu können, wenn ich behaupte, daß von allen Autoren, welche die Reifung des Eies von Ascaris megalocephala studiert, und auch von jenen, welche diesen Vorgang als Karyokinese bezeichnet haben, ich allein den Anspruch erheben kann, den Prozeß an die sonst überall nachgewiesenen karyokinetischen Erscheinungen angeschlossen und in prinzipielle Übereinstimmung damit gebracht zu haben. Wer die von mir beschriebene Struktur und Verlaufsweise in Abrede stellt oder als irrtümlich nachzuweisen vermag, der muß zugleich der Bildung, sei es nur des einen, sei es beider Richtungskörper die Merkmale der typischen Karyokinese nehmen.

Der Darstellung von Kultschitzky ist dies nicht gelungen. Den übereinstimmenden, durch die klarsten Zeichnungen erhärteten Angaben von Carnoy, Zacharias, von mir und van Gehuchten, daß schon im Keimbläschen in jeder der beiden Chromatingruppen vier Stäbchen enthalten sind und daß diese Struktur ohne Veränderung in die erste Richtungsspindel übergeht, vermag er nur den Satz gegenüberzustellen, daß die Bilder, die er von diesem Stadium beobachten konnte, zu unklar und unkonstant sind, als daß er ihnen eine bestimmte Bedeutung beilegen könne, und seine Behauptung, daß in der ersten Richtungsspindel zunächst nur vier paarweise verbundene Chromatinstäbchen vorhanden seien, gründet er auf ein Bild (Fig. 1 und 2, Taf. XXIX), welches nicht die mindeste Beweiskraft besitzt, wie wohl am besten daraus hervorgeht, daß ganz identische Bilder (Fig. 15a, b, c, Taf. I) in meiner Arbeit (16) sich finden, Bilder, die dadurch entstehen, daß bei der Ansicht der ersten Richtungsspindel vom Pol zwei Stäbchen einer jeden Gruppe von den beiden anderen verdeckt werden.

Weit entfernt also, daß Kultschitzky imstande wäre, die Richtigkeit der speziell von mir über die Konstitution der beiden Chromatingruppen gemachten Angaben zu erschüttern, vermögen die Bilder, die er gibt, nicht einmal die geringste Wahrscheinlichkeit dafür zu erwecken, daß an seinen Präparaten irgend ein wesentlicher Punkt sich anders verhalte, als ich ihn geschildert habe.

Da jedoch jede gedruckte Behauptung, selbst wenn sie ohne alles Beweismaterial vorgetragen wird, eine gewisse Autorität besitzt und gerade in unserem Fall — nach den Erörterungen Weismann's — ein theoretisches Interesse vorhanden ist, daß der Vorgang vollkommen klar dasteht, so erlaube ich mir, den Wunsch auszusprechen, Kultschitzky möge ein Ei, wie er es in Fig. 1 und 2 (Taf. XXIX) gezeichnet hat, so lange drehen, bis er die gezeichneten vier Stäbchen von ihren Enden erblickt, und das Bild mitteilen, das sich dann dem Beschauer darbietet.

Verzeichnis

der seit dem Jahre 1883 über das Ei von Ascaris megalocephala erschienenen Publikationen in chronologischer Reihenfolge.

1. A. Schneider, Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.
2. M. Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. für mikr. Anat. Band 23. 1884.
3. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig. 1883.
4. J. B. Carnoy, La vésicule germinative etc. chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule t. II. fasc. I. 1886.
5. M. Nussbaum, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. Band 26. 1886.
6. J. B. Carnoy, La segmentation chez les nématodes. La Cellule t. III. fasc. I. 1886.
7. Th. Boveri, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. Band II. Heft 3. 1886.
8. O. Zacharias, Über die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Zool. Anzeiger, X. Jahrg. Nr. 247. 28. März 1887.
9. O. Zacharias, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. bei Ascaris megalocephala. Arch. für mikr. Anat. Band 30. 1887.
10. Th. Boveri, Über die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsber. der Gesellschaft f. Morph. u. Phys. in München. Band III. Heft 2. 1887.
11. Van Beneden et Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division cellulaire karyokinétique chez l'ascaris de cheval. Le Moniteur Belge. Nr. 232. 20. Aout 1887.

12. O. Zacharias, Über die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des tierischen Eies. Tageblatt der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden 1887. pag. 249.
13. A. van Gehuchten, Observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Asc. meg. Tagebl. d. 60. Naturforscherversammlung zu Wiesbaden 1887, pag. 250.
14. E. van Beneden et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocephale. Bulletin de l'Ac. royale de Belgique, III. série, t. XIV. 1887.
15. Th. Boveri, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Asc. meg. Anat. Anzeiger, II. Jahrg. Nr. 22. 15. Oktober 1887.
16. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris meg. u. Asc. lumbr. Jena 1887.
17. A. van Gehuchten, Nouvelles observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. Anat. Anzeiger, II. Jahrg. Nr. 25. 25. Nov. 1887.
18. O. Zacharias, Die Befruchtungserscheinungen am Ei von Ascaris meg. Anat. Anz. II. Jahrg. Nr. 26. 1. Dez. 1887.
19. O. Zacharias, Über Abtötung und Färbung der Eier von Ascaris meg. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 1. 1. Jan. 1888.
20. O. Zacharias, Über Abweichungen vom Typus bei Konjugation der Geschlechtskerne. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 2 u. 3. 18. Jan. 1888.
21. E. van Beneden, Sur la fécondation chez l'ascaride mégalocephale. Anat. Anz. III. Jahrg. (No. 4 u. 5. 1. Febr. 1888.
22. N. Kultschitzky, Ergebnisse einer Untersuchung über die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris meg. Sitzungsber. der k. preuß. Akad. d. Wiss. 1888 II.
23. A. van Gehuchten, L'alcool acétique comme fixateur des oeufs d'Asc. meg. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 8. 15. März 1888.
24. O. Zacharias, Einige Worte zur Richtigstellung in betreff des van Gehuchten'schen Aufsatzes in Nr. 8 d. Z. Anat. Anz. III. Jahrg. 15. April. 88.
25. Th. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitzungsber. der Gesellschaft für Morph. u. Phys. in München. III. Band. Heft 3. 1887.
27. N. Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXI.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen sind bei Anwendung der homogenen Immersion $\frac{1}{18}$ von Zeiß mit dem Prisma gezeichnet. Die Verschiedenheiten in der relativen Größe der einzelnen Figuren sind durch die Benützung verschiedener Oculare bedingt.

Tafel I.

Fig. 1 und 2. Freie Spermatozoën, welche die Zusammensetzung des Kerns aus zwei Hälften erkennen lassen.

Fig. 3—9. Spermatozoën in Eiern während der Bildung der Richtungskörper:

Fig. 3. zur Zeit der Entstehung der I. Richtungsspindel,

Fig. 4 u. 5. während der Bildung des I. Richtungskörpers,

Fig. 6—9. während der Bildung des II. Richtungskörpers.

Fig. 10—17. Ei- und Spermakern in verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung. Die in b—d gegebenen Bilder stellen überall den in a. abgebildeten Eikern (bezw. die *weiblichen* Kernelemente) bei einer anderen Orientierung des Eies zum Auge des Beschauers oder bei anderer Einstellung vor.

Fig. 18 a. Ei- und Spermakern als vollständig ausgebildete ruhende Kerne; im Eikern machen sich die ersten Spuren der Knäuelbildung bemerkbar.

Fig. 18 b. Der in a. bei Oberflächeneinstellung gezeichnete Eikern im optischen Durchschnitt.

Fig. 19. Ei- oder Spermakern im Beginn der Knäuelphase. Oberflächen-Ansicht.

Fig. 20. Die beiden Geschlechtskerne mit weiter entwickeltem Knäuel. Oberflächen-Ansicht.

Fig. 21. Die Knäuelfäden haben die letzten Seitenästchen eingezogen und die scharfen Biegungen und Knickungen verloren. Von jedem Kern ist nur die dem Beschauer zugekehrte Hälfte gezeichnet.

Fig. 22. In jedem Kern bestehen zwei getrennte Knäuelfäden.

Fig. 23. Die zwei Fäden eines jeden Kerns verkürzt und verdickt.

Fig. 24 und 25. Verschiedene Bilder, wie sie der Kernauflösung vorhergehen.

Tafel II.

Fig. 26—38. Die Strukturen der Zellsubstanz (Archoplasma und Centrosomen) von der Entstehung der Geschlechtskerne bis zu deren Auflösung.

Fig. 26—29. Eier, in denen die während der Bildung des zweiten Richtungskörpers um das Spermatozoon zusammengezogene Archoplasmakugel bis zur vollen Ausbildung der beiden Geschlechtskerne fortbesteht.

Fig. 29 zeigt in a. und b. das gleiche Ei bei verschiedener Orientierung.

Fig. 30—32. Eier, in denen sich nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers das Archoplasma durch den ganzen Zellkörper ausbreitet (Fig. 30) und sich dann allmählich wieder kontrahiert (Fig. 31 und 32).

Fig. 32. In der Archoplasmaansammlung ist ein einfaches Centrosoma sichtbar.

Fig. 33. Zwei Centrosomen, durch Teilung eines einzigen entstanden (?).

Fig. 34. Die beiden Centrosomen weiter voneinander entfernt; das Archoplasma ungefähr eiförmig.

Fig. 35 und 36. Die Centrosomen aufquellend; das Archoplasma hantelförmig.

Fig. 37 und 38. Zwei vollkommen voneinander getrennte Archoplasmakugeln.

Fig. 39—43. Die Entstehung der ersten Furchungsspindel. Die Archoplasmamikrosomen, zu radialen Reihen geordnet, wandeln sich in Fädchen um (Fig. 39), die sich zum Teil an die Chromatinschleifen festheften (besonders deutlich in Fig. 42). Die Schleifen ordnen sich unter allmählicher Vermehrung der sich anheftenden Fibrillen (Spindelfasern) zur Äquatorialplatte.

Fig. 44 a. Erste Furchungsspindel vollständig ausgebildet. Fig. 44 b. Äquatorialplatte dieser Spindel vom Pol gesehen.

Tafel III.

Fig. 45—47. Infolge des beträchtlichen Abstandes der beiden weiblichen Chromatinstäbchen entstehen zwei vollkommen getrennte Kernbläschen (Fig. 45), die auch weiterhin selbständig bleiben (Fig. 46) und von denen ein jedes eine einzige Chromatinschleife hervorbringt (Fig. 47).

Fig. 48—50. Eier, welche die Variationen in der gegenseitigen Lagerung der Kerne und der Archoplasmakugeln veranschaulichen.

Fig. 51. Ein Ei, welches in seiner Conservierung (Prikrin-Essigsäure) dem lebenden Zustand sehr nahe kommt.

Fig. 52—54. Verschiedene Stadien der Verschmelzung von Ei- und Spermakern zu einem ruhenden ersten Furchungskern.

Fig. 55. Einheitlicher erster Furchungskern in Spindelbildung.

Fig. 56. Ein sehr frühes Stadium der Spindelentstehung.

Fig. 57. Ein Stadium der Spindelentstehung mit abnorm frühzeitig sichtbarer Längsspaltung der Schleifen.

Fig. 58. Spindel, deren Polstrahlen zu zwei kompakten körnigen Kugeln kontrahiert sind.
Fig. 59. Ein Ei mit sehr regelmäßig entwickelter Polstrahlung.
Fig. 60. Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel mit unregelmäßiger Schleifengruppierung.
Fig. 61. Äquatorialplatte mit zwei sich kreuzenden Schleifen.
Fig. 62 a. b. Zwei Ansichten eines Eies, in welchem jede Archoplasmakugel zunächst nur mit zwei Schleifen in Verbindung getreten ist.
Fig. 63. Alle vier Schleifen (eine davon ist nicht gezeichnet) sind um die eine Archoplasmakugel gruppiert.
Fig. 64 a und b. Schemata zur Erläuterung der Teilungsmechanik, mit Benützung der Angaben von VAN BENEDEN und NEYT (14) entworfen.

Tafel IV.

Fig. 65 a, 67 a, 69 a. Die erste Furchungsspindel in verschiedenen Stadien der Teilung. Die Spindelachse senkrecht zur optischen Achse des Mikroskops.
Fig. 65 b, 67 b, 69 b. Tochterplatten der in a. gezeichneten Eier vom Pol gesehen.
Fig. 66 und 68. Tochterplatten anderer Eier.
Fig. 70. Stadium, in welchem die Kernmembran sichtbar wird.
Fig. 71 a. Zweigeteiltes Ei; von jedem Kern sind die dem Beschauer zugekehrten Fortsätze gezeichnet. Fig. 71 b. Der Kern einer der beiden in a. gezeichneten Furchungszellen von der Fläche gesehen.
Fig. 72. Tochterplatte mit unregelmäßiger Schleifengruppierung.
Fig. 73. Zweigeteiltes Ei; die Kerne, im optischen Durchschnitt gezeichnet, stehen abnormerweise durch kontinuierliche Brücken miteinander in Verbindung.
Fig. 74. Zweigeteiltes Ei; die Kerne im Ruhezustand; Centrosomen jederseits noch einfach.
Fig. 75. Desgleichen; die Kerne im Beginne der Knäuelphase; die Centrosomen jederseits in Teilung begriffen.
Fig. 76. Desgleichen; in jedem Kern lassen sich vier Schleifen verfolgen. Zwei aufgequollene Centrosomen in beträchtlicher Entfernung voneinander; Archoplasma hantelförmig.
Fig. 77. Desgleichen. In der unteren Furchungszelle ist die Kernmembran bereits aufgelöst; in der oberen ist die Kernvakuole beträchtlich geschrumpft, die Schleifen sind zu einem dichten Klumpen zusammengeknäuelt. In jeder Zelle zwei vollkommen getrennte Archoplasmakugeln; die der unteren bereits strahlig metamorphosiert.
Fig. 78. Beide Furchungszellen mit fertigen Spindeln.
Fig. 79. Ein in Teilung begriffenes Ei, in welchem, infolge frühzeitiger Trennung der Schleifenenden die meridionalen Chromatinbrücken zwischen den beiden Tochterplatten fehlen.
Fig. 80 a. b. Zwei Ansichten eines Eies, dessen Tochterschleifen trotz beträchtlicher Entfernung von denen der Schwesterfäden

noch keine Veränderungen im Sinne der Kernrekonstruktion erlitten haben.

Fig. 81. Kern einer Furchungszelle in der Knäuelphase, in der Richtung der Achse der vorausgegangenen Spindel gesehen.

Fig. 82 a. Desgleichen. Fig. 82 b. Der in a. gezeichnete Kern bei seitlicher Ansicht.

Fig. 82 c. Schema einer Äquatorialplatte, auf welche die Schleifengruppierung des in a. und b. gezeichneten Kerns zurückzuführen ist.

Fig. 83 a und b. Die Kerne zweier zusammengehöriger Furchungskugeln in gleicher Richtung gesehen. Fig. 83 c. Schema einer Äquatorialplatte, auf welche die Schleifenanordnung beider Kerne zurückzuführen ist.

Tafel V.

Fig. 84 a. Abnorme Metakinese infolge mangelhafter Ausbildung der Spindelfasern. Von den vorhandenen vier Schleifenpaaren sind nur drei gezeichnet. Fig. 84 b. Schema einer Spindel, auf welche Fig. 84 a. zurückzuführen ist.

Fig. 85. Ei mit drei Archoplasmasonnen; zwei derselben sind mit den vier Schleifen zu einer normalen Spindel zusammengetreten.

Fig. 86. Dreigeteiltes Ei; jede Furchungszelle enthält eine Archoplasmakugel; die kleinste ist kernlos.

Fig. 87. Ei mit gegeneinander gedrehten Tochterplatten.

Fig. 88. Ei mit einem einzigen, vier Stäbchen enthaltenden Richtungskörper; aus dem einen Kern (Eikern) sind vier Schleifen hervorgegangen.

Fig. 89 a und b. Zwei Ansichten eines Eies, welches nur einen einzigen Richtungskörper mit vier Elementen gebildet hat und das in jeder Tochterplatte sechs Schleifen enthält.

Fig. 90. Ein Ei mit fünf Elementen in der Äquatorialplatte; der zweite Richtungskörper enthält nur ein einziges Stäbchen.

Fig. 91. Ein Ei mit zweiter Richtungsspindel, welche außer den zwei normalen Doppelstäbchen noch ein einfaches Stäbchen enthält, das im ersten Richtungskörper liegen sollte.

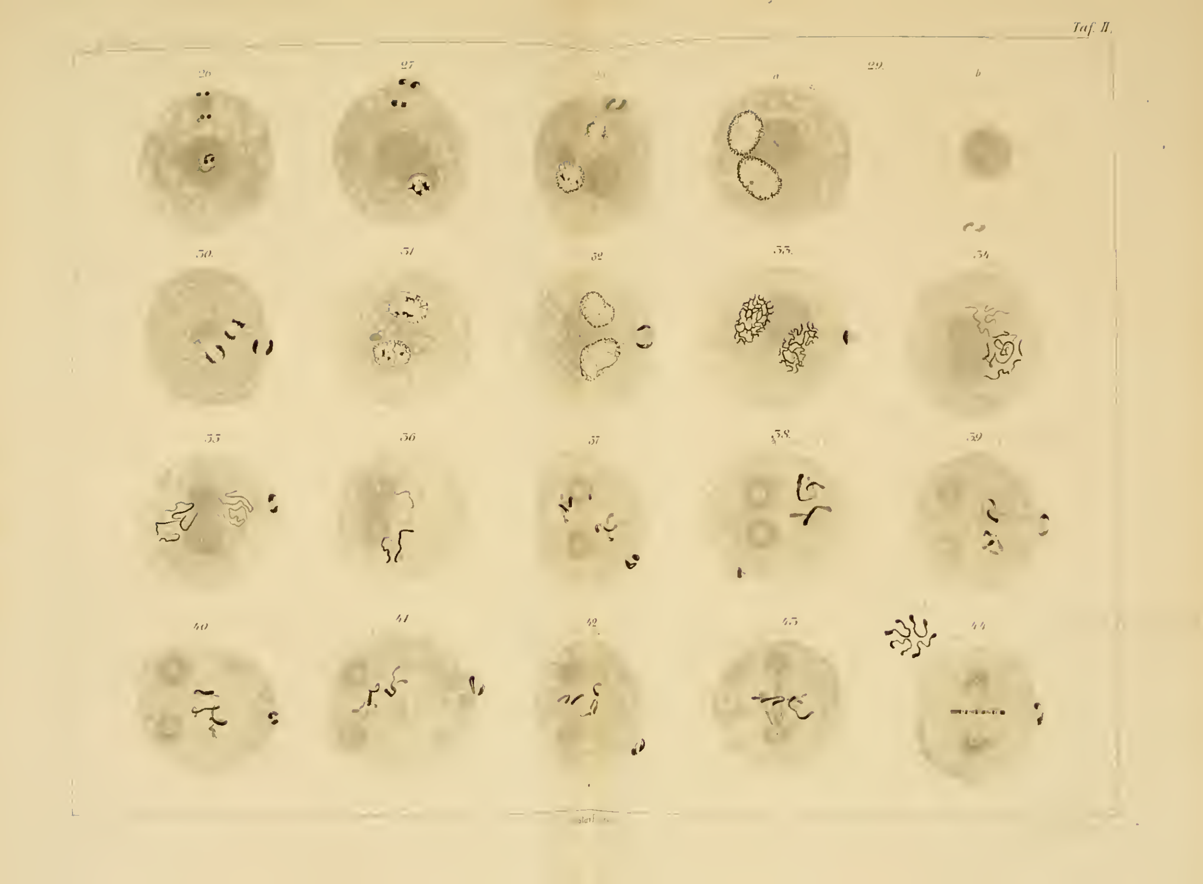
Fig. 92. Ein Ei, dessen erster Richtungskörper ein Doppelstäbchen und ein einfaches enthält; der zweite Richtungskörper ist normal; der Eikern entsteht aus drei Stäbchen.

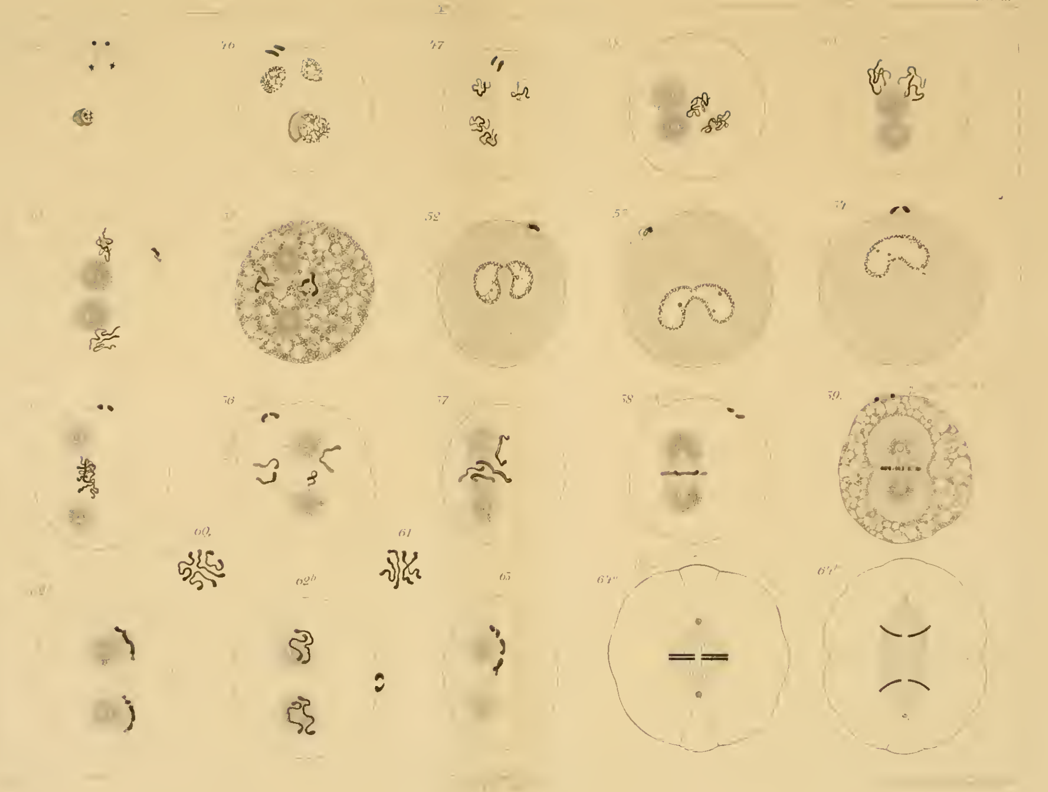
Fig. 93. Spindelbildung in einem Ei mit vier Polen.

Fig. 94. Ein Ei, in welchem das eingedrungene Spermatozoon ohne wesentliche Veränderung in der Peripherie liegen geblieben ist; das Ei hat in normaler Weise zwei Richtungskörper gebildet, und der Eikern, in der Knäuelphase, enthält zwei Schleifen.

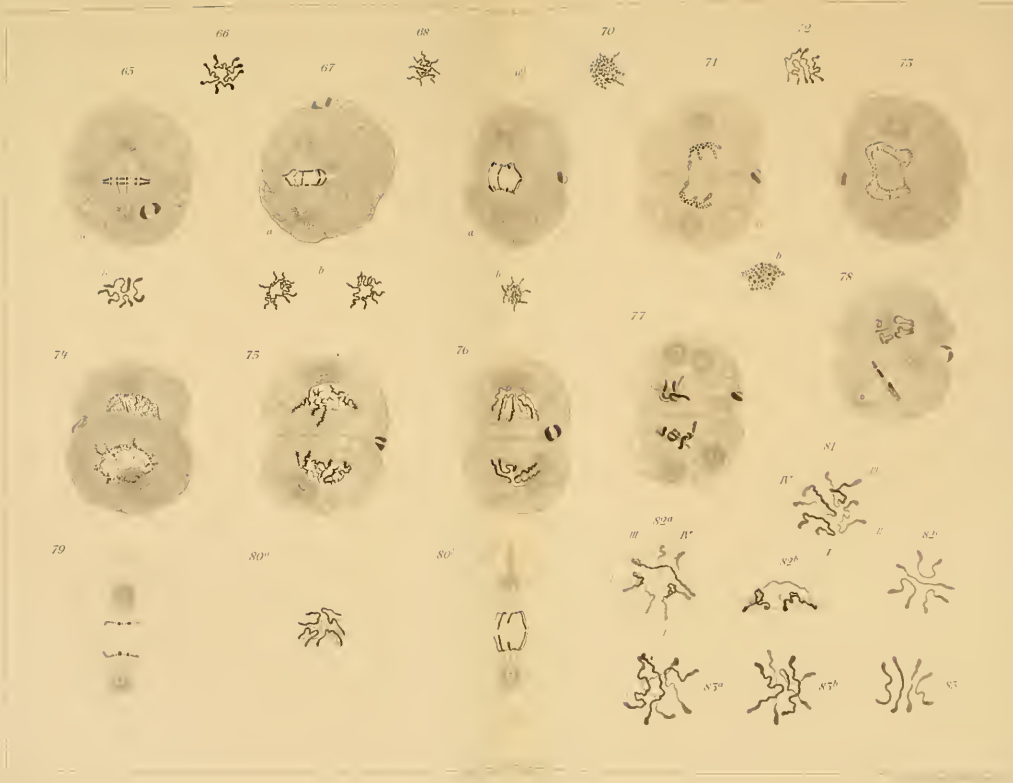
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 506

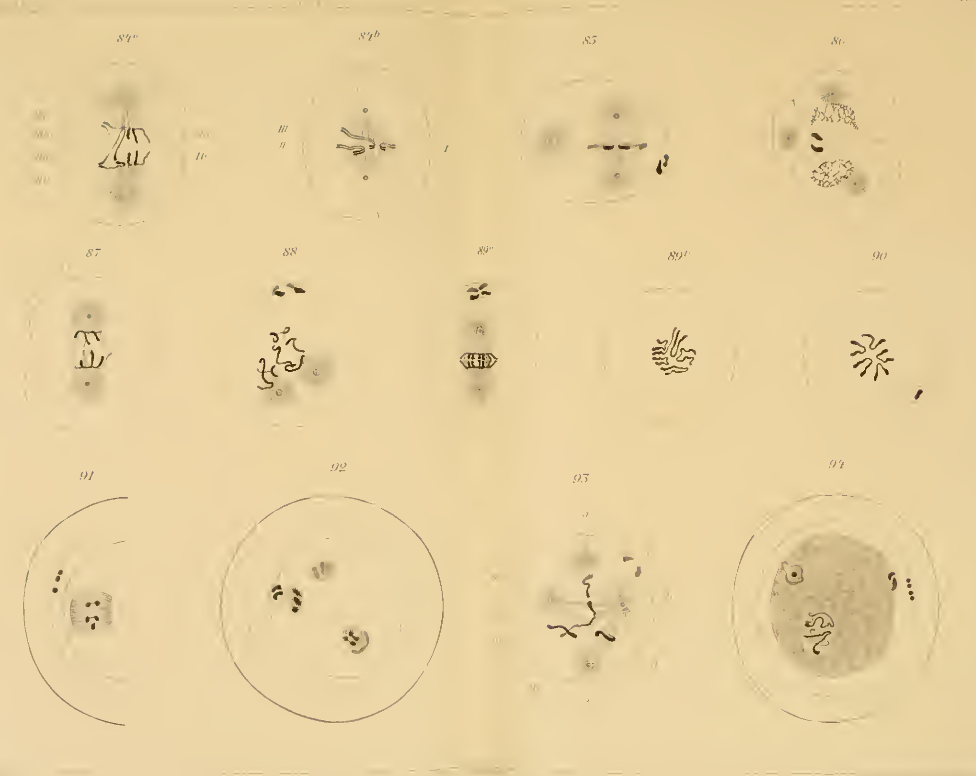

Taf. I


Taf. II.
26
27
29.
a
b
30.
31
32
33.
34
35
36
37
38.
39
40
41
42.
43
44



46
47
52
56
58
59.
60.
61
62b
63
64a
64b


65
66
67
68
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
81


84a
84b
85
86
87
88
89a
89b
90
91
92
93
94

